“十二五”普通高等教育本科国家级规划教材

陈阅增

普通生物学

（第3版）

主 编 吴相钰 陈守良 葛明德

高等教育出版社

普通高等教育“十一五”国家级规划教材

陈阅增普通生物学

（第3版）

主　编　吴相钰 陈守良 葛明德

编　者（按姓氏笔画排序）

许崇任　陈守良　吴相钰　林稚兰

尚玉昌　葛明德　戴灼华

高等教育出版社

内容提要

《陈阅增普通生物学》第3版的修订按照普通生物学课程的基础性、通论性和入门性的要求，参考国外的生物学教材，对第2版有关章节的内容进行了必要的增删，各章都作了不同程度的修改，使本书更加符合普通生物学课程的性质和任务，更好地适应广大读者和教师的需要。

全书共分7篇36章，涉及细胞，动物的形态与功能，植物的形态与功能，遗传与变异，生物进化，生物多样性的进化，生态学与动物行为等内容。

本书具有较好的广度和深度，深入浅出，可读性强，可作为生命科学类各专业本科生的教材，也可供中学生物学教师及相关科研人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

陈阅增普通生物学/吴相钰，陈守良，葛明德主编.—3版.—北京：高等教育出版社，2009.7

ISBN 978-7-04-025058-9

Ⅰ.陈… Ⅱ.①吴…②陈…③葛… Ⅲ.普通生物学-高等学校-教材 Ⅳ.Q1

中国版本图书馆CIP数据核字(2009)第008056号

策划编辑 王 莉 **责任编辑** 田 军 **封面设计** 刘晓翔 **责任绘图** 宗小梅

版式设计 余 杨 **责任校对** 张 颖 **责任印制** 韩 刚

出版发行	高等教育出版社	**购书热线**	010-58581118
社 址	北京市西城区德外大街4号	**免费咨询**	800-810-0598
邮政编码	100120	**网 址**	http://www.hep.edu.cn
总 机	010-58581000		http://www.hep.com.cn
		网上订购	http://www.landraco.com
经 销	蓝色畅想图书发行有限公司		http://www.landraco.com.cn
印 刷	北京中科印刷有限公司	**畅想教育**	http://www.widedu.com
开 本	889×1194 1/16	**版 次**	1997年7月第1版
印 张	33.25		2009年7月第3版
字 数	1 000 000	**印 次**	2009年7月第1次印刷
插 页	2	**定 价**	49.80元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题，请到所购图书销售部门联系调换。

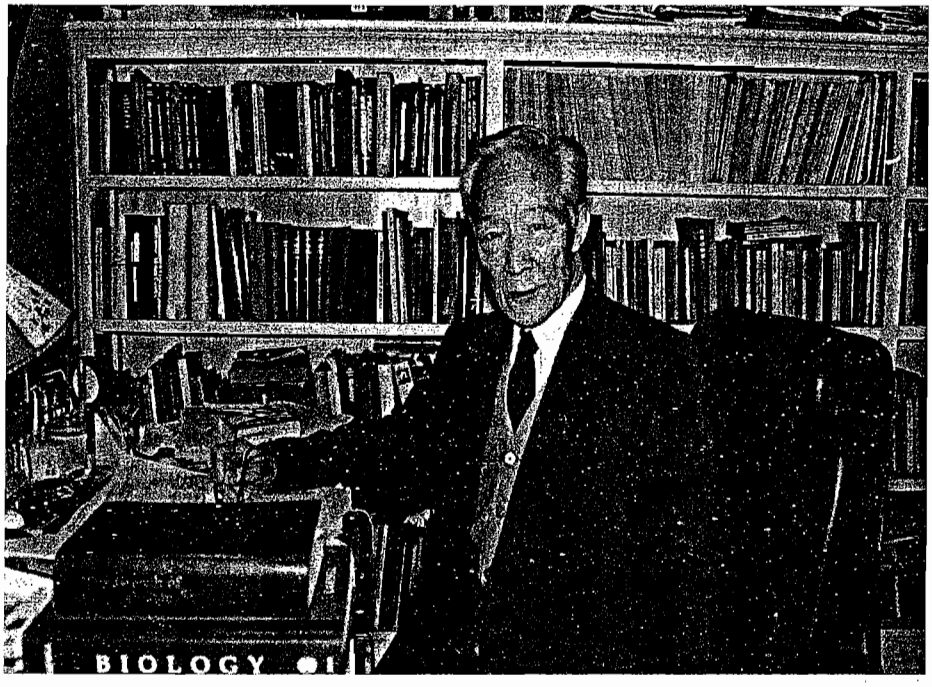
版权所有 侵权必究

物料号 25058-00

谨以本书纪念北京大学生物学教授

陈阅增先生

（1915—1996）



陈阅增先生

第3版前言

《陈阅增普通生物学》(第2版)在2005年1月出版后受到高等学校生物学教师的重视和欢迎。北京师范大学彭奕欣教授认为,第2版是一部能较好地体现陈阅增先生编写思想并能与时俱进的普通生物学好教材,值得向读者郑重推荐。清华大学、上海交通大学、南京大学等院校采用第2版作为生物学课程的教材。第2版还受到中学生物学教师的关注,用作教学参考书;还被有关方面推荐为中学生生物学"奥赛"的首选参考书。2007年3月,《陈阅增普通生物学》(第2版)被北京市教育委员会评为"2006年北京高等教育精品教材"。出版近4年以来,第2版的累计印数已达14.9万册。

参加第2版修订的作者虽然多主编过本专业的大学教材,但大多没有大学普通生物学的教学经验,此前也没有编写过普通生物学教材,因此,书中出现不少的缺点和错误。许多老师和同学们在使用过程中发现教材中的缺点错误都及时反映给我们,我们非常感谢。我们只有在实践中学习,努力提高编写水平。正如我们在第2版前言所指出的,"一本好的教科书,往往需要经过多次的修订才能臻于完善",因此,我们在2006年3月又启动了第3版的修订工作。

从第1版到第2版,《陈阅增普通生物学》的框架结构作了较大的调整,做到了与近年来国际普通生物学教学的发展趋势接轨。第3版修订的目的在于使本书更加符合普通生物学课程的性质和任务,要按照普通生物学课程的基础性、通论性和入门性的要求,参考国外的生物学教材,对有关章节的内容进行必要的增删。使本书能更好地适应广大读者和教师的需要,力争与国际上有影响的普通生物学教材同步。

第2版中的第1、3、5章基本上是沿用陈阅增先生第1版的原稿。第3版中的这3章都在原有的基础上进行改写增补,其他各章也都作了不同程度的修改。第1章由葛明德执笔,第2~5章由吴相钰执笔,其他各章的执笔人均同第2版。

北京师范大学彭奕欣、刘恩山教授,四川大学王喜忠教授,南京大学肖信生、陈建秀教授,中国科学院微生物研究所程光胜研究员,北京大学胡适宜、汪劲武、周曾铨、任淑仙、陈建国教授,上海交通大学的有关同学等对第2版中的问题以及如何修改提出了宝贵的批评建议,我们谨此致谢!

本书第1版没有前言,因为该书出版前夕,陈阅增先生已病危,所以只由葛明德写了一篇后记。本次出版,我们将该《后记》也列在序言部分,以便读者了解本书的来龙去脉。

我们竭诚欢迎广大教师和读者对《陈阅增普通生物学》(第3版)提出批评和建议。

吴相钰　陈守良　葛明德

2008年11月30日

第2版前言

我国著名生物学家、北京大学原生物学系主任陈阅增教授(1915—1996)主编的《普通生物学——生命科学通论》于1997年7月出版。本书是第2版,编写仍然遵循第1版的原则。这里首先对陈阅增教授和他编写此书的指导思想作简要介绍。

陈阅增1937年毕业于北京大学生物学系,1950年获英国剑桥大学博士学位。他是一位严谨而又勤奋的科学家,在原生动物学、细胞学等方面取得不少重要成果。他是鞭毛虫吞食性营养的发现者。他对杆囊虫营养的研究堪称原生动物学的一项经典性工作。他和他的学生曾对四膜虫和游仆虫的有性生殖进行系统的细胞学研究工作,取得了一些重要研究成果。他曾任中国动物学会副理事长、中国大百科全书生物学编辑委员会副主任、教育部理科生物学教材编审委员会主任等职。

陈阅增长期在北京大学生物学系任教,1956年任副系主任,主管教学等业务工作。在长达30年的时间里,他将全部精力倾注于生物学系的学科建设、专业建设和课程建设。"文革"以后,他于1978年出任生物学系主任,着手恢复和重建生物学系各专业的教学、科研秩序。陈阅增认为,当时存在着一种专业愈分愈细、基础愈搞愈窄的倾向,不利于人才的培养,因此力主"宽口径,厚基础"。他主张开设普通生物学课程,并把它作为重点进行建设。陈阅增关于开设此课程和编写普通生物学的思想,可以概括为以下几点:

1. 生物界既有极大的多样性,又有高度的统一性。生物界是一个整体。在生物大分子的结构与功能,生物体的稳态、发育、遗传、适应与进化等方面都存在着对生物界普遍适用的规律。生命科学内容丰富多彩,是完整的、系统的知识体系。因此普通生物学应该成为生物学专业学生的一门基础课,一个首先必须达到的知识平台。

2. 普通生物学是一门具有通论性质的课程,它的任务应该是帮助学生了解生命科学的全貌和获得普遍的规律性的知识。这些知识可能是比较"古老"的,也可能是比较新的科学成果。如果涉及比较深奥的知识,则应该进行深入浅出的介绍,而把详尽的论述留给后续的课程。

3. 生物界是由多个结构层次组成的。在各个层次之间既有自下而上的因果关系,也有自上而下的因果关系。在普通生物学中既要重视分子、细胞层次的生物学知识,同样不可忽视宏观层次的生物学知识,不能有所偏废,而要让它们相得益彰。

4. 科学没有国界,生物学没有国界。现代生物学的成就是全人类的共同财富。20世纪90年代以来,国际上出版的普通生物学教科书,其框架结构逐步趋向一致,趋向稳定。共同特点就是按生物界的结构层次来安排内容,即以分子、细胞、个体直到生物圈为序,这是很有道理的。我们编写普通生物学也应如此。普通生物学应选取那些最合适的材料去说明生物学的基本概念和原理,而不管这些材料来自何方。同时,我们也必须看到,我国也有一些科学材料对于说明生物学重大问题很有价值,也应该采纳。20世纪30年代,我国著名生物学家陈桢教授在编写复兴高级中学教科书《生物学》时,援引中国金鱼的材料说明人工选择,效果极佳。这个事例很值得

我们学习。

5. 生命科学博大精深。要做好普通生物学教材的编写工作,应组织几个有广博基础,又学有专攻的教师协作进行,这就必然会遇到写作风格问题。陈阅增认为,假如有一个统一的体例,大家都用规范的现代汉语来写作,都力求文字平实和明白如话,那么把大家写的东西放在一起大体上就是协调的。在其他方面个人风格有差异也就无关大局了。

《普通生物学——生命科学通论》自1997年出版以来,到2004年一共印刷了16次,累计达22万册。这个数字说明,这是一本受到欢迎的比较好的教科书。其重要原因之一,就是主编有一个好的指导思想。这个数字也说明了,社会上确实需要这样一种类型的教科书。然而,一本好的教科书,往往需要经过多次的修订才能臻于完善。1996年10月,当陈阅增教授得知本书即将出版时,曾明确表示,对于已完成的书稿并不满意,出版后将留下诸多遗憾。可惜这时他已患晚期肺癌,没有时间去做进一步的修改工作了。

2002年,北京大学生命科学学院将修订《普通生物学——生命科学通论》的工作提到日程上来,长远目标是经过几次修订,使之成为一本优秀教科书。我们接受学院领导的委托,按照陈阅增教授提出的编写思想,进行了调整、重写或补充,经过近3年的工作,第2版的书稿已经完成,即将交付出版。为了纪念陈先生,我们将此书定名为《陈阅增普通生物学》。

第2版和第1版一样,也是按生物界的结构层次从低到高安排内容。我们参考国外比较著名的同类教科书,将总体字数(包括图、表)大体控制在90万左右,对篇章结构作了比较大的调整。第1版共计三大部分19章,第2版共计7篇36章。有些调整是陈阅增教授生前就明确要做的。例如,在第1版中动物和植物的结构与功能是在个体生物学的大标题下,按功能将动物和植物对照起来论述的。20世纪七八十年代,有一些国外著名教科书也是这样处理的,如S. L. Weinberg的Biology: an Inquiry into the Nature of Life。正如陈阅增教授后来所说,动物和植物在细胞层次上存在高度的统一性而在个体层次上则表现为重大的差异,在教科书中还是分开来论述为好。现在第2版已经改了过来。有些调整则是根据生物学发展的动向做出的。例如,当人们跨进21世纪时,生物学完成了人类基因组的测序工作,这不是基因组研究的终结,而是它的开始。人们不再将基因的功能局限于编码蛋白质,而是涉及基因调控等重要领域,这将使人们对生命核心机制的认识大大向前推进。为此,我们专设人类基因组一章,为今后能及时地反映有关成就预留了空间。

由于第2版在框架上作了较大的调整,全书36章中有33章是重写的,第1,3,5这三章则对第1版相应章节作了修订和补充。

这一版重写各章的撰写人和审读人如下:

篇次	章次	撰写人	审读人	审读人所在单位
1	2,4	吴相钰	徐长法	北京大学生命科学学院
2	6~8,13~15	陈守良	蔡益鹏	北京大学生命科学学院
	9~10,12,16	陈守良	黄祚强	北京大学生命科学学院
	11	陈守良	王重庆	北京大学生命科学学院
3	17~19	吴相钰	高信曾	北京大学生命科学学院
4	20~24	戴灼华	吴鹤龄	北京大学生命科学学院

续表

篇次	章次	撰写人	审读人	审读人所在单位
5	25～27	葛明德	胡文耕	中国社会科学院哲学研究所
6	28	林稚兰	黄秀梨	北京师范大学生命科学学院
	29	葛明德	高信曾	北京大学生命科学学院
	30	许崇任	程红	北京大学生命科学学院
	31	葛明德	胡文耕	中国社会科学院哲学研究所
7	32～36	尚玉昌	蔡晓明	北京大学生命科学学院

第 1 章生物界与生物学，第 1 版为陈阅增、葛明德编写，这一版由葛明德修订，周曾铨审读。第 3 章细胞的基本形态、结构与功能，第 1 版为陈阅增编写，这一版由丁明孝修订，陈建国审读。第 5 章细胞的分裂和分化，第 1 版为陈阅增编写，这一版由丁明孝修订，张传茂审读。

我们非常感谢周曾铨教授组织本书的编写，翟中和院士对本书的关心以及许多位同仁的关爱。特别要感谢上述各位审读者在百忙中对初稿提出许多宝贵意见，为本书增色不少。最后，还要感谢高等教育出版社生命科学分社为本书的出版所做的大量工作，特别是王莉编辑所付出的辛劳。

由于我们的水平和能力所限，本书中错误和不妥之处在所难免。由多位作者执笔，虽然编写前多次商议，编后又进行统稿加工，但前后矛盾或呼应不到之处仍可能不少。敬希读者、有关教师和专家不吝赐教，谨此预致谢忱！通讯地址：100871，北京大学生命科学学院。

吴相钰　陈守良　葛明德

2004 年 7 月

第1版后记

《普通生物学——生命科学通论》即将出版了。这里，首先对本书主编，已故著名生物学家陈阅增教授（1915年—1996年）和他编写此书的指导思想，作一简要的介绍，并藉此表达对陈老师的怀念之情。

陈师1937年毕业于北京大学生物学系，1950年获英国剑桥大学博士学位。他是一位严谨而又勤奋的科学家，在原生动物学、细胞学等方面取得不少重要研究成果。他是鞭毛虫吞食性营养的发现者。他对杆囊虫营养的研究堪称原生动物学的一项经典性工作，获得国际原生生物学界的高度评价，被认为开辟了原生动物肉食性营养的新领域。

陈师长期在北京大学生物学系任教。1956年出任副系主任，主管教学等业务工作。在长达30年的时间里，他将全部精力倾注于生物学系的学科建设、专业建设和课程建设。“文革”以后，他于1978年出任生物学系系主任，着手恢复和重建生物学系各专业的教学、科研秩序。陈师觉察到存在一种专业愈分愈细、基础愈搞愈窄的倾向，他认为这样不利于人才的培养而力主“厚基础宽口径”。他的这些看法集中体现在他关于开设普通生物学课的指导思想上。陈师认为，生命现象在高度的多样性后面存在着高度的统一性。生物界是一个整体，在分子和细胞的功能与结构，有机体的稳态、发育、遗传、适应与进化等方面存在着对生物界普遍适用的规律。生命科学丰富多彩而又是完整的系统的知识体系。他为《中国大百科全书·生物卷》撰写的卷首专文——生物学对这些观点作了系统的阐述。他主张生物学系的学生在生物学课程方面首先要学好普通生物学，掌握有关生物学的全貌和普遍规律的知识。本书就是在这种思想指导下，由陈阅增教授亲自主持编写的。

参加此书编写的还有一位已故著名生物学家张宗炳教授（1914年—1988年）。他曾先后获北京大学昆虫学硕士学位（1936）和美国康乃尔大学博士学位（1938）。张师是最早提出黏虫迁飞假说的科学家之一。他的学术著作《昆虫毒理学》（1964，1985）对我国昆虫毒理学的发展起了很大的作用。他和陈师一样，十分重视普通生物学的教学，多次在北大开设此课。1978年，他和陈师均已年过花甲，再度登上普通生物学讲台，为这门课的建设贡献自己的力量。

此书编写，从酝酿到出版，经历了19个年头。1978年，北大生物学系重新开设中断已久的普通生物学。为了适应教学的需要，陈师组织了几位有志于普通生物学课程建设的教师编写了一本普通生物学讲义。相约经几年教学试用后，加以修改，争取作为教材出版。这本油印的普通生物学讲义即为本书的第一稿。参加编写工作的有陈阅增、张宗炳、戴尧仁、葛明德。从1988年开始，以油印讲义为基础编写第二稿。陈师为全书重新制订了框架和编写体例。在结构上做了一些重大的变动。例如，在第一稿中，动物和植物的结构和功能是分开在不同篇章中叙述的；在第二稿中，为了突出此书的通论性质，将有关内容按有机体的若干主要生命活动的功能统一加以编写。在编写第二稿时，张宗炳教授已经谢世，戴尧仁教授赴美做访问学者，编写工作主要是由陈阅增、葛明德完成的。为了多保留一些第一稿的内容，又力图

多反映一些新的进展和宏观生物学方面的材料，编写下来篇幅过大，单单文字就突破了一百万字。1991年，为了适应作为教材出版的要求，陈师主持了第三稿的编写。他提出，插图是教材的一个重要组成部分，应该尽量根据编写的指导思想和特点，自行设计绘制插图，改变过去主要引用外国同类书籍插图的做法。编写第三稿主要做了两件工作，一是压缩和修改，大约压缩了三分之一的篇幅，二是设计绘制插图。为了完成此项工作，陈师邀请北大生物学系另一位资深科学家冯午教授参加编写工作。本书自行设计的插图均出自陈师和冯师两位老教授之手。此时，陈师已年届八秩，冯师也是古稀老人。两位老师的工作精神，感人至深。

1996年9月，获悉此书第三稿将于1997年由高等教育出版社正式出版发行。9月25日，我去北京中日友好医院探望患病住院的陈师。老师听到此消息后十分高兴，并感叹生命科学的发展十分迅速，而本书的编写工作未能赶上学科前进的步伐。他郑重地将本书的出版事宜托付于我。未曾料到，此次谈话，竟成了我们师生的永诀。1996年10月5日，陈阅增教授与世长辞。

本书的编写得到了陈德明、顾孝诚、陈章良、周曾铨、陈守良、翟中和、王平、吴鹤龄、张昀、潘文石、金宗濂和莱树民等老师和同志的大力帮助和支持；高等教育出版社的林金安、朱秀丽、刘阜民等同志为本书的出版付出了巨大的心血和劳动，谨代表本书编写者对他们表示衷心的感谢。

葛明德

1997年4月于北京

目　录

1　绪论:生物界与生物学　1

1.1　生物的特征　2
1.2　生物界是一个多层次的组构系统　3
1.3　把生物界划分为5个界　4
1.4　生物和它的环境形成相互联结的网络　6
1.5　在生物界巨大的多样性中存在着高度的统一性　6
1.6　研究生物学的方法　7
1.7　生物学与现代社会生活的关系　8

第1篇　细胞

2　生命的化学基础　12

2.1　原子和分子　12
2.2　组成细胞的生物大分子　16
2.3　糖类　18
2.4　脂质　21
2.5　蛋白质　22
2.6　核酸　25

3　细胞结构与细胞通讯　29

3.1　细胞的结构　29
3.2　真核细胞的结构　32
3.3　生物膜——流动镶嵌模型　46
3.4　细胞通讯　49

4　细胞代谢　52

4.1　能与细胞　52
4.2　酶　55
4.3　物质的跨膜转运　57
4.4　细胞呼吸　63
4.5　光合作用　70

5　细胞的分裂和分化　79

5.1　细胞周期与有丝分裂　79
5.2　减数分裂将染色体数由$2n$减为n　89
5.3　个体发育中的细胞　91

第2篇　动物的形态与功能

6　高等动物的结构与功能　96

6.1　动物是由多层次的结构所组成的　97
6.2　动物的结构与功能对生存环境的适应　102
6.3　动物的外部环境与内部环境　102

7　营养与消化　105

7.1　营养　106
7.2　动物处理食物的过程　111
7.3　人的消化系统及其功能　111
7.4　脊椎动物消化系统的结构与功能对食物的适应　116

8　血液与循环　118

8.1　人和动物体内含有大量的水　118
8.2　血液的结构与功能　119
8.3　哺乳动物的心脏血管系统　123

9　气体交换与呼吸　129

9.1　人的呼吸系统的结构与功能　129
9.2　人体对高山的适应　133
9.3　危害身体健康的呼吸系统疾病　134

10　内环境的控制　135

10.1　体温调节　136
10.2　渗透调节与排泄　138

11　免疫系统与免疫功能　143

11.1　人体对抗感染的非特异性防卫　143
11.2　特异性反应(免疫应答)　146
11.3　免疫系统的功能异常　151

12　内分泌系统与体液调节　152

12.1　体液调节的性质　152
12.2　脊椎动物的体液调节　154
12.3　激素与稳态　156

13　神经系统与神经调节　161

13.1　神经元的结构与功能　162
13.2　神经系统的结构　165
13.3　脊椎动物神经系统的功能　169
13.4　人脑　171

14 感觉器官与感觉 176
14.1 感觉的一般特性 177
14.2 视觉 177
14.3 听觉与平衡感受 181
14.4 化学感受性:味觉与嗅觉 184
14.5 皮肤感觉 184
15 动物如何运动 186
15.1 动物的骨骼 187
15.2 人类的骨骼 188
15.3 肌肉与肌肉收缩 191
15.4 骨骼与肌肉在运动中的相互作用 193
16 生殖与胚胎发育 195
16.1 有性生殖与无性生殖 195
16.2 人类的生殖 197
16.3 人类胚胎的发育 206

第3篇 植物的形态与功能

17 植物的结构和生殖 214
17.1 植物的结构和功能 214
17.2 植物的生长 220
17.3 植物的生殖和发育 225
18 植物的营养 232
18.1 植物对养分的吸收和运输 232
18.2 植物的营养与土壤 236
19 植物的调控系统 242
19.1 植物激素 242
19.2 植物的生长响应和生物节律 247
19.3 植物对食植动物和病菌的防御 249

第4篇 遗传与变异

20 遗传的基本规律 254
20.1 遗传的第一定律 255
20.2 遗传的第二定律 257
20.3 孟德尔定律的扩展简介 259
20.4 多基因决定的数量性状 260
20.5 遗传的染色体学说 261
20.6 遗传的第三定律——连锁交换定律 267
20.7 细胞质遗传 268
21 基因的分子生物学 270
21.1 遗传物质是DNA(或RNA)的证明 271
21.2 DNA复制 273
21.3 遗传信息流是从DNA到RNA到蛋白质 274
21.4 基因突变 281
22 基因表达调控 284
22.1 基因的选择性表达是细胞特异性的基础 284
22.2 原核生物的基因表达调控 285
22.3 真核生物的基因表达调控 287
22.4 发育是在基因调控下进行的 291
23 重组DNA技术简介 295
23.1 基因工程的相关技术 296
23.2 基因工程主要的工具酶 298
23.3 基因克隆的质粒载体 299
23.4 重组DNA的基本步骤 300
23.5 基因工程的应用及其成果简介 302
23.6 遗传工程的风险和伦理学问题 304
24 人类基因组 305
24.1 人类基因组及其研究 306
24.2 人类遗传性疾病 308
24.3 癌基因与恶性肿瘤 312

第5篇 生物进化

25 达尔文学说与微进化 318
25.1 进化理论的创立:历史和证据 319
25.2 生物的微进化 326
26 物种形成 336
26.1 物种概念 336
26.2 物种形成的方式 338
27 宏进化与系统发生 344
27.1 研究宏进化依据的科学材料 345
27.2 生物的宏进化 348
27.3 生物的系统发生 358

第6篇 生物多样性的进化

28 生命起源及原核和原生生物多样性的进化 364
28.1 生命的起源 364
28.2 原核生物多样性的进化 368
28.3 处于生物与非生物之间的病毒 374
28.4 原生生物多样性的进化 375
29 植物和真菌多样性的进化 382

29.1 植物可能由绿藻进化而来 382
29.2 植物适应陆地生活的进化 384
29.3 真菌多样性的进化 389
30 动物多样性的进化 393
30.1 动物种系的发生 394
30.2 无脊椎动物多样性的进化 396
30.3 脊索动物多样性的进化 406
31 人类的进化 416
31.1 人类与灵长目 416
31.2 人类的进化过程 421

第7篇 生态学与动物行为

32 生物与环境 434
32.1 环境与生态因子 435
32.2 生物与非生物环境之间的关系 435
32.3 生物与生物之间的相互关系 437
33 种群的结构、动态与数量调节 441
33.1 种群的概念和特征 441
33.2 种群的数量动态 444
33.3 种群的数量调节 448
34 群落的结构、类型及演替 451
34.1 群落的结构和主要类型 452
34.2 物种在群落中的生态位 455
34.3 群落的演替及其实例 457
35 生态系统及其功能 461
35.1 生态系统的基本结构 462
35.2 生态系统中的生物生产力 464
35.3 生态系统中的能量流动和物质循环 466
35.4 人类活动对生物圈的影响 471
36 动物的行为 475
36.1 本能行为和学习行为 476
36.2 动物行为的生理和遗传基础 481
36.3 动物的防御行为和生殖行为 483
36.4 动物的社群生活与通讯 487
36.5 利他行为和行为节律 492

参考文献 496
索引 502

1 绪论:生物界与生物学

1.1 生物的特征
1.2 生物界是一个多层次的组构系统
1.3 把生物界划分为5个界
1.4 生物和它的环境形成相互联结的网络
1.5 在生物界巨大的多样性中存在着高度的统一性
1.6 研究生物学的方法
1.7 生物学与现代社会生活的关系

地球,人类的家园——登月飞船所拍摄的地球照片

地球表层空间是生命的家园。从赤道到极地,从雨林到沙漠,到处都有生命的踪迹。地球上的生物有着巨大的多样性。支原体(mycoplasma)是最小的单细胞生物,直径仅有100 nm;北美的一株巨杉(*Sequoia gigantea*)高达83 m,重达6167 t。在生命个体的寿命上,细菌(bacteria)一般每一分钟分裂一次,细菌的寿命也就在一分钟左右;有人精确地计算过一株被砍伐的巨杉的树龄,高达3 200年。这些巨杉被称为"世界爷"。在细胞组成上,变形虫(amoeba)是单细胞生物,而我们人则是多细胞生物。复杂的多细胞生物,其细胞是高度分化的,而且数量很大。一位成年人的身体大约有10^{14}个细胞。在营养方式上,有些生物是自养的,如植物、藻类、蓝细菌,有的则是异养的,如真菌、细菌、原生动物、动物。

在横向上,生物遍布全球;在纵向上,有生物存在的空间的上下距离并不大。大树最高不过100 m,鸟类飞翔最高也不过2000 m。虽然在4000 m深的海底仍有细菌存在,但大多数海洋生物聚集在150 m深度以内。在地面以下,在一些深达2000 m的地下石油矿床中曾找到过细菌,但一般说来,生物只局限在50 m以内的土层中。由此可见,生物主要分布在大气圈的下层、水圈的上层,以及和它们相接触的岩石圈的表层。它们组成了一个存在有生物的地理圈——生物圈(biosphere)。

生活在生物圈中的生物,有500万种以上,它们之间有或近或远的亲缘关系,它们和环境之间有错综复杂的相互作用。生物学的研究对象是具有高度复杂性、多样性和统一性的生物界。

1.1 生物的特征

所有的生物体都是非匀质的。它们是由不同的并各具特定功能的部分组成的系统。这是自然界最复杂的系统。我们通过介绍生物的共同特征来回答什么是生命的问题。

1. 特定的组构

生物的第一个基本特征就是它的组构(organization)是以细胞(cell)作为基本单位。生物体是由细胞组成的。细胞由一层质膜包被。质膜将细胞与环境分隔开来,并成为它与环境之间选择性地进行物质与能量交换的关口。在化学组成上,细胞与无生命物体的不同在于,在细胞中除了含有大量的水(50% 以上)外,含有种类繁多的有机分子,特别是起关键作用的生物大分子:核酸,蛋白质,多糖,脂质。由这些分子构成的细胞是结构异常复杂且高度有序的系统,在一个细胞中可以进行生命所需要的全部基本新陈代谢活动。在多细胞生物中,高度分化的细胞除了基本的新陈代谢活动外,还各有特定的功能。整个生物体的生命活动有赖于其组成细胞的功能的整合。

2. 新陈代谢

在生活的生物体和细胞内,存在着无休止的化学变化,一系列的酶促反应组成复杂的反应的网络。这些化学反应的总和称为新陈代谢(metabolism)。所有生物都要从外部捕获自由能来驱动化学反应。自养生物从太阳光获取能量,利用简单的原料去合成自身复杂的有机分子。异养生物从食物中获得能量。这些食物是其他生物合成的有机物质。异养生物将食物加以分解,释放出其中的能量,并将分解形成的小分子作为合成自身生物大分子的原料。在生物体内随着每一次能的转换,总有一些自由能转变为热,一些富含自由能的大分子转变为简单的代谢废物,从而使系统的无序性增加。因此,生物体和细胞要维持其内部的新陈代谢就需要不断地和环境进行能量和物质的交换。生物体是一个开放的系统。

新陈代谢的每一个反应环节是化学反应,遵循化学规律。但在整体上又突显出生命的属性,如它是自主进行的,并能不断更新自己。

3. 稳态和应激性

生物体内新陈代谢所需要的物理、化学条件(如温度、pH 等)被限制在一个很窄的幅度之内。生物体具有许多调节机制,用来保持内部条件的相对稳定,并且在环境发生某些变化时也能做到这一点。这个特性称为稳态(homeostasis)。例如,当某种细胞成分制造得过多时,产生它的过程就会关闭;当细胞中能量的提供不足时,释放能量的过程就会加强。

生物体内或体外物理或化学变化,如温度、压力的变化,光线的颜色和强度的变化,土壤、水中化学成分的变化等,都可能对生物产生影响。生物体能感受这些变化(刺激)并做出有利于保持其体内稳态,维持生命活动的应答,称为应激性(irritability)。生物界有多种多样感受刺激和作出反应的机制。

4. 生殖和遗传

任何一种生物个体都不能长久存活。它们通过生殖(reproduction)产生子代使物种得以延续。子代具有和亲代相似的性状称为遗传(heredity)。生物界有多种生殖的模式。细菌这样的单细胞生物用分裂成两个子细胞的方式生殖。大多数生物是通过一种特化的生殖细胞进行生殖。无论哪一种模式,都必须将全部遗传信息通过细胞从亲代传递到子代。生殖和遗传的核心机制是 DNA 的自我复制。DNA 所携带的遗传信息,沿着 DNA—RNA—蛋白质的途径,表达为性状,从而使亲代性状重现于子代。

5. 生长和发育

某些无生命物体也能“生长”,例如,在食盐的过饱和溶液中可以形成食盐晶体,当更多的盐从溶液中析出时,晶体会“生长”。这是同类物质的聚集。生物的生长(growth)是细胞体积或者数量的增长。从生物体吸收的营养物转化为细胞的组分,中间发生了一系列的变化,而且是在精确调控下完成的。发育(development)是和生长密切相关的过程,在多细胞生物的生活史中,发生了一系列结构和功能的变化,包括组织器官的形态建成、性成熟、衰老等。发育也是一种被精确调控的程序性变化过程。

6. 进化和适应

在生殖过程中,遗传物质往往会发生重组和突变,使亲代和子代以及子代不同个体之间出现变异。突变、漂变、基因流、非随机交配和选择使生物种群发生进化(evolution),按达尔文的概念,进化是“有饰变的传代”(descent with modification)。选择使生物一代代愈益适应它所处的环境。当我们说一个生物对环境是适应的,指的是这种生物和它具有的某些遗传性状提高了它在特定环境中生存和生殖的能力。进化是生物

学中一个重要的基本概念，我们将借助这个概念对生物界的多样性、统一性和适应性做出合理的解释。

上面的叙述并没有穷尽生物的特征，但是它已经可以用来区分生物和非生命物体。综观这些特征，生命(life)只能是生物体和细胞这个复杂系统，而不是其中的任何一种组分的运动形态和属性。我们可以用这些特征来说明一条狗和一块石头的不同到底在哪里。问题出在病毒(virus)上。病毒由蛋白质和核酸(DNA或者RNA)组成，由于没有实现新陈代谢所必需的基本系统，自身不能复制。但是当它接触到宿主细胞时，便脱去蛋白质外套，它的核酸(基因)侵入宿主细胞内，借助后者的复制系统，按照病毒基因的指令复制新的病毒。今天，许多生物学家认为病毒是处于生命与非生命物体的交叉区域的存在物。

1.2 生物界是一个多层次的组构系统

生物界的复杂性，首先表现在它是一个多层次的组构系统。每一个层次都建筑在下一个层次之上。总共有11个组构层次构成一个有序的阶层。这些层次是：生物大分子、细胞器、细胞、组织、器官、系统、个体、种群、群落、生态系统(图1.1)。

个体(individual)是在自然界能独立存在的基本的生命单位，而它绝不是孤立的存在物。在一个地区，一群互交繁殖的同种个体，构成种群(population)。一个物种可以有许多种群，它们分别生活在不同地区。种群之间，由于地理隔离而没有基因交流，由于环境的差异和长期隔离，其中一些种群可能发展成亚种，甚至变成新的物种。可见，种群是物种存在的单位、繁殖的单位和进化的单位。在一个地区，不可能只有一个物种的种群，而同时存在多个物种的种群。在一定空间里，多种生物种群的集合体称为群落(community)。群落并不是任意物种的随机组合。生活在同一群落中不同物种种群之间相互制约又相互依存。群落就是各个物种适应当地环境并彼此适应的产物。群落和它的环境密不可分。我们不能想象在内蒙古草原会出现西双版纳的热带雨林，在长江三角洲会出现可可西里的高寒苔原。在一定的空间内生物成分和非生物成分通过能量流动和物质循环而构成相互依赖又相互制约的生态系统(ecosystem)。地球上有许多大大小小的生态系统。碧波荡漾的鄱阳湖是一个生态系统，长白山的

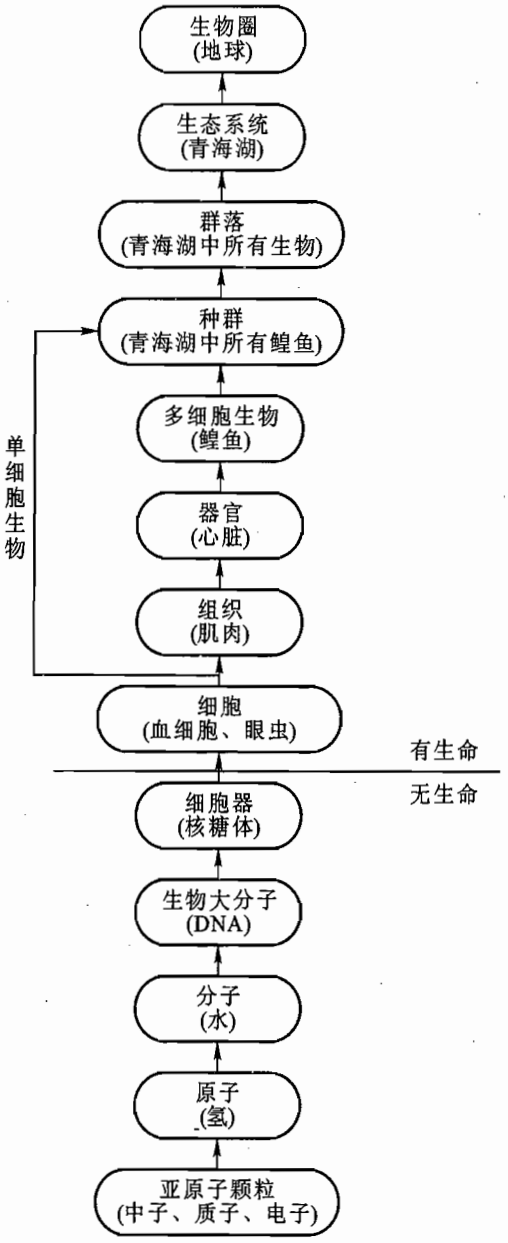


图1.1 地球上的物质组织起来形成一个多层次的结构系统

原始森林是一个生态系统，一个小小的池塘也是一个生态系统。生态系统是地球表面自然界的基本单位。地球上所有生态系统的总和就是生物圈(biosphere)。它也是最大的生态系统。

我们可以继续以个体为起点，自上而下地考察个体以下的各个层次。个体可以是由一个细胞所组成，也可以由多个细胞所组成。我们人体就是一个复杂的多细胞生物体。在多细胞生物体下面的一个层次是器官系统。在本书第6章中将讲到人体至少可以分为11个系统(system)。它是由若干个相关器官(organ)组成的能完成特定功能的系统。例如神经系统由脑、

脊髓以及分别与之相连的脑神经和脊神经组成(参见图 6.10i)。神经系统的功能是调节各器官各系统,使它们协调一致形成一个整体。脑就是神经系统的一个重要器官(参见图 13.10)。在显微镜下观察脑的切片,可以看到它是由神经细胞(神经元)和对神经细胞起支持作用的胶质细胞交织形成的网络,这就是神经组织。组织(tissue)是由一种或几种细胞结合起来的细胞群,人体中除了神经组织外,还有上皮组织、结缔组织、肌肉组织等。

提到神经元(参见图 13.1),我们就接触到生物体组构的基本单位——细胞。在多细胞生物体中有许许多多不同类型的细胞,它们各自有特定的形态和功能,又具有统一的结构模式。以动物细胞为例,它的最外面是细胞膜,称为质膜。质膜内为细胞质,其中有各种各样的细胞器(organelle),如核、线粒体、内质网、核糖体、溶酶体、高尔基体等(参见图 3.4)。每一种细胞器都有自己特定的功能。例如,线粒体是细胞进行呼吸作用的处所,是细胞的动力站。

在细胞和细胞器下面,我们到了生物界组构阶层中最后一个也是相当重要的层次,分子层次。生物体的化学成分不同于无生命物体之处在于,它包含有多种有机化合物,特别是核酸、蛋白质等生物大分子(biomacromolecule)。例如核酸,它们的相对分子质量(旧称分子量)很大,堪称为自然界中相对分子质量最大的化合物。它们由许多小的单体分子聚合而成,在生命活动中有重要作用。脱氧核糖核酸(DNA)即为遗传物质,遗传信息就编码在 DNA 长链中核苷酸的排列顺序上。

在从生物大分子到生态系统连续的阶层两端,还可以向外延伸,例如可以从分子向下延伸到原子,从生态系统向上延伸到地球,等等。但它们已经不属于生物界了。由此可见,生物界组构层次是物质结构层次的一个特定的片断。这个片断也就确定了生物学的研究对象和范围。

1.3 把生物界划分为 5 个界

生物物种的数量很大。已知生活的生物物种约有 200 万种,已经绝灭的物种估计至少有 1500 万种,两者相加就有 1700 万种了。这些物种在形态构造、生活习性、营养方式、生殖方式等方面彼此都有所不同。研究生物,首先就要对物种恰当地予以命名和分类。

猴、猿、鹰、蝇等普通名词,在日常生活中是常用的。但同一个名称往往可能包含多个物种,而同一物种可能有多个名称,因此生物学家需要制定统一的准确的学名。18 世纪瑞典植物学家林奈(Carl von Linné,1707—1778)(图 1.2)制定了双名法(binomial nomendature),用两个拉丁名作为物种的学名,第一个名字是属名,第二个名字是种名,例如家猫的学名是 *Felis catus*。*Felis* 是属名,*catus* 是种名。*Felis* 属还包括其他一些动物,如欧洲野猫,学名是 *Felis silvestris*,沙猫 *Felis margarite*,丛林猫 *Felis chaus* 等。我们人的学名 *Homo sapiens* 便是林奈制定的,*Homo* 是人属,*sapiens* 是智慧的意思,所以 *Homo sapiens* 可以译为智人。

图 1.2 林奈(引自 Newman,1924)

生物学将每一个物种分到一个多级的分类系统中去。每一级称为一个分类阶元(category)。有 7 个基本阶元:界(kingdom)、门(phylum)、纲(class)、目(order)、科(family)、属(genus)、种(species)。当 7 个阶元不够用时,可以在某一阶元下再增加一个阶元,如在目以下增加一个亚目(suborder);也可以在某一阶元上增加一个阶元,如在科之上增加一个超科(superfamily)。

界是最大的分类阶元。200 多年前,林奈把所有生物分为两大界:植物界和动物界。1886 年海克尔(E. Haeckel)主张增加一个原生生物界。到了 20 世纪 60 年代,人们日益感到,很难再将细菌、蓝细菌和真菌

纳入植物界。1967年生态学家惠特克(R. H. Whittaker)提出新的五界系统。这五界是:原核生物界(Monera)、原生生物界(Protisia)、真菌界(Fungi)、植物界(Platae)和动物界(Animalia)(图1.3)。

细菌(bacteria)和蓝细菌(cyanobacteria)都是单细胞生物。细菌和蓝细菌的细胞和其他四界生物的细胞有很大的差别。它们的染色体是一个环状的DNA分子,没有核膜,也没有其他具膜的细胞器。我们将这种类型的细胞称为原核细胞(prokaryocyte)。与之相对照的,其他生物的细胞,其染色体由DNA分子、组蛋白和其他蛋白质组成,有双层核膜,细胞内有多种具膜的细胞器,如线粒体、高尔基体等,这就是真核细胞(eukaryocyte)。从细胞结构上看,植物的细胞和动物细胞十分相似,而和细菌、蓝细菌的细胞相差甚大。把细菌、蓝细菌从植物界中分出来,另立一个原核生物界是有道理的。

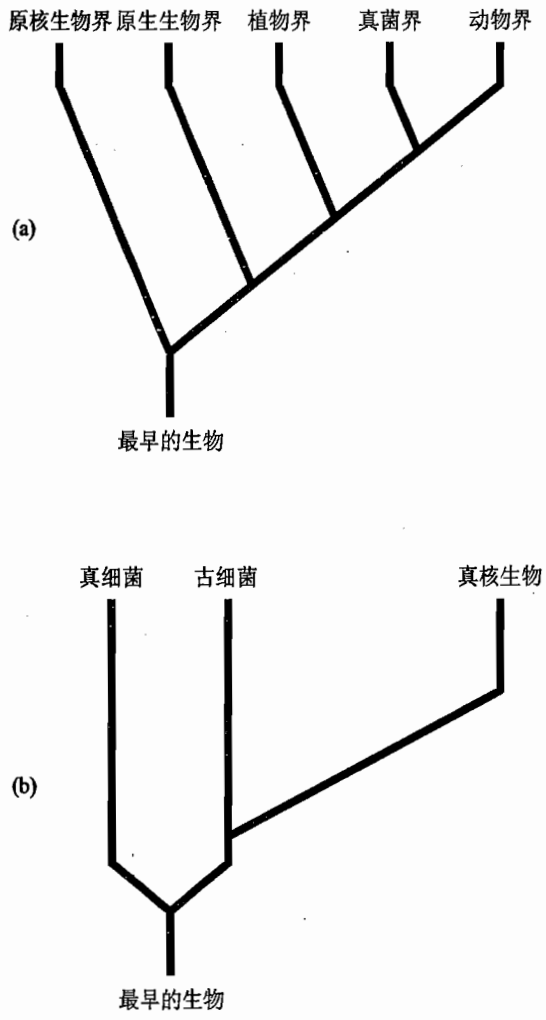


图1.3 生物界五界系统(a)和三域分类方案(b)

取来一滴湖水,在显微镜下观察,会看到许多单细胞生物。除了属于原核生物界的蓝细菌以外,有许多单细胞的真核生物。它们属于第二个界,原生生物界。原生生物包括原生动物(protozoans)和藻类(algae)。原生动物和动物一样,用吞咽的方式以其他生物如藻类和细菌为食。藻类通过光合作用制造食物。大多数藻类是单细胞的,也有一些多细胞的藻类。后者的生物体虽然由多个细胞组成,但它们很少分化,细胞类型比较简单,它们和单细胞藻类更为接近,而和植物相差较大,一些生物学家主张,仍归属原生生物界。

植物界、真菌界和动物界都是多细胞的真核生物。营养方式的差别将这三个界区别开来。植物的细胞中含有叶绿体,能进行光合作用制造食物。它们的细胞有坚固的细胞壁。本书图29.12所示为一种真菌——蘑菇的生活史,它的子实体固着在地面上,它的细胞也有细胞壁,很像是植物。然而,真菌没有叶绿体,不能进行光合作用。在蘑菇子实体下面的土壤中分布着蘑菇的菌丝体,这些菌丝分泌水解酶到体外,将已经死去的生物遗体中的复杂的生物大分子分解成较小的分子,并吸收为自身的营养素。植物和真菌的营养方式完全不同,解剖结构也不相同,将它们分属两个不同的界也是有根据的。动物是第三种多细胞真核生物,和真菌一样,动物细胞没有叶绿体,不能进行光合作用,是异养的生物。它不像真菌那样用吸收方式,而是用吞食方式获得营养。真菌的子实体着生在地面或者树干上,而动物能自由地运动。此外,动物不像植物和真菌那样有坚固的细胞壁。

在过去20年中,通过比较各种各样原核生物的基因组,生物学家已区分出了原核生物的两个主要分支:细菌和古细菌(archaea)。虽然它们具有共同的原核细胞的结构,但是在许多结构、生物化学和生理学特性上它们是有区别的。一些生物学家提出,应把生物界分成三个域(domain),即真细菌域(Bacteria)、古细菌域(Archaea)、真核生物域(Eakarya)。

目前,五界系统已为国际上普通生物学类型的教科书所普遍采用。三域分类也为多数生物学家所认可,但对一些问题,如原生生物如何划界还有争论。许多植物学家认为,藻类和植物都是自养的真核生物,植物来自于藻类,它们形成一个比较自然的类群。他们主张将藻类划归植物界。

1.4 生物和它的环境形成相互联结的网络

生态系统就是在一定空间中共同栖居着的所有生物与其环境之间由于不断地进行物质循环和能量流动而形成的统一整体。在所有生态系统中,通常都具有上述5个界的生物,它们分别担当着生产者、消费者、分解者的角色。生态系统中的非生物环境则包括参与系统物质循环的多种无机元素和化合物、气候条件及其他物理条件,如温度、日照、气压、降水等。

植物、藻类、蓝细菌及光合细菌能捕获太阳能,通过光合作用利用来自空气中的 CO_2 和水制造有机物。这些自养生物为生态系统提供了食物和能量。它们是生态系统中的生产者(producer)。

象、麋鹿、牛、马以及许多吃植物的昆虫等动物都是以植物或植物的某些产物如花蜜作为食物。黑猩猩、鼠、鹦鹉等动物主要吃植物性食物,但也吃某些小的动物。黑猩猩能捕捉比它小得多的猴为食。虎、狼、秃鹰、蛇等食肉动物以其他动物为食。它们是生态系统中的消费者(consumer)。

极大多数异养的细菌和全部真菌能分泌水解酶到它所在的环境中,将那里复杂的有机物分解成简单的有机物,作为自身的食物和能量来源。细菌和真菌可能是腐生的,其分解对象为已经死去的生物遗留下来的有机物;也可能是寄生的,它们生活在活的动植物体内,其分解对象是宿主的组成成分。细菌、真菌作为复杂有机物的分解者(decomposer)在生态系统中起着重要作用。如果没有它们,动植物尸体将会堆积成灾,物质不能循环,生态系统将走向毁灭。

生态系统中生物成员之间最主要的联系是营养关系。它们通过这种联系而形成食物链(food chain)。植物—蝴蝶—蜻蜓—蛙—蛇—鹰就是习见的一种食物链。一个生态系统中不止一个食物链。这些食物链彼此交错联结而成食物网(food web)。本书图35.2为一个生态系统的简化了的食物网。我们可以把生物与环境的关系再加进去,食物网就变成更为复杂的生物与环境相互联结的网络。正是生态系统中这种生物与环境的相互作用,使生态系统具有两大功能:周而复始的物质循环和永不停息的能量流动。一方面,生命所需要的基本化学物质、CO_2、水和各种无机物从空气和土壤流到植物,循着食物链在生态系统中从一种生物传递给另一种生物,最后再回到空气和土壤。另一方面,植物和其他光合生物从太阳光捕获能量,将它转变成食物分子中的化学能。这些化学能也循着食物网流动。和物质循环不同,在能量流动过程中,不断地有能量转变为热而离开生态系统,可用于做功的能量持续地衰减。任何生态系统都需要不断得到来自外部的能量补给。如果断绝了能量输入,生态系统将会自行消亡(图1.4)。

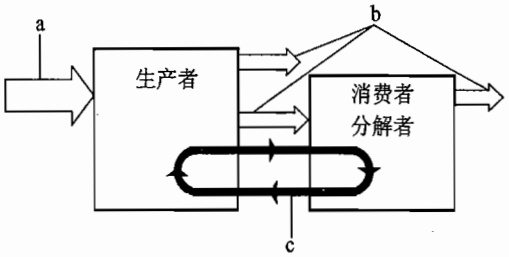


图1.4 生态系统中的物质循环和能量流动 a. 生产者捕获、转换、利用并贮存来自太阳的能量。b. 能量在生物体之间转移,并逐步将化为热返回到环境。c. 物质在生产者、消费者、分解者及环境之间循环

1.5 在生物界巨大的多样性中存在着高度的统一性

前面提到的麋鹿是一种鹿科动物。我国有14种鹿科动物,如马鹿、梅花鹿、驯鹿、麝等。它们互有差异又十分相似:它们的趾为4个,中间的一对较大,雄鹿有分叉的鹿角,上颌没有切牙,常具有眶下腺和足腺。生物界大大小小的分类群都是如此。属于同一分类群的生物总有一些性状将它们彼此分开,同时又有某种统一的结构模式将它们包容在一个分类阶元中。

人们关于生物统一性的认识,先后由于细胞的发现和分子生物学的发展,提到一个又一个新的高度。19世纪,人们发现所有动物或者植物都是由细胞所组成,这些细胞在显微镜下都十分相似,细胞成为生物界统一的基础。

分子生物学告诉我们,所有生物的细胞都是由相同的组分如核酸、蛋白质、多糖等分子所构建的。细胞内代谢过程中每一个化学反应都是由酶所催化的,而酶是一种蛋白质。所有的蛋白质都是由20种氨基酸以肽键的方式连接而成。各种不同蛋白质的功能是由蛋白质长链中氨基酸的序列所决定的。所有生物的遗

传物质都是脱氧核糖核酸(DNA)或者是核糖核酸(RNA)。所有的DNA都是由相同的4种核苷酸以磷酸二酯键的方式连接而成的长链。2条互补的长链形成DNA双螺旋分子。沿着DNA长链的核苷酸序列决定蛋白质长链上氨基酸的序列,进而为每一个物种、每一个生物体编制蓝图。生物体中的代谢、生长、发育等过程都受到来自DNA的信息的调控。在所有的生物中,遗传信息流的方向是相同的,使用的是同一种遗传密码。这些事实使人们进一步认识到,DNA—RNA—蛋白质的遗传系统是生物界的统一基础。这就令人信服地证明所有生物有一个共同的由来,各种各样的生物彼此之间都有或近或远的亲缘关系,整个生物界是一个多分支的物种进化系谱。这已经成为现代生物学的一个重要理念。

1.6 研究生物学的方法

和所有的自然科学一样,在生物学研究中,没有一个能被研究者到处套用的一成不变的方法或研究工作程序。但是在研究的方法中,有一些关键要素是相同的。这些要素是,观察(observation)、提出问题(questioning)、假说(hypothese)、预测(prediction)和检验(test)。

在科学研究中,观察不是漫无目的的观望,而是为了认识自然所做的有目的的考察和审视。对于一个研究者来说,重要的是在观察中有所发现,即发现尚未被人们认识和解释的现象或者尚不能被现有理论所解释的现象。1831年至1836年达尔文乘贝格尔(Beagle)号所做的环球考察,是生物学最著名的科学观察活动之一。他记录下许多发人深省的自然现象。例如,他在加拉帕戈斯群岛(现称为科隆群岛)(Galapagos)时发现以下两个重要事实:

(1) 加拉帕戈斯群岛是非常年轻的火山岛。岛上有不少特有的物种,包括著名的13种地雀。它们和南美洲大陆的物种关系密切。无独有偶,邻近非洲大陆的佛得角群岛(Capa Verde),也是火山岛,也有一些独有的物种,它们与非洲大陆的物种关系密切。加拉帕戈斯群岛和佛得角群岛都是赤道附近的火山岛,气候条件十分相似,但岛上的物种却彼此相距甚远。

(2) 生活在加拉帕戈斯群岛的13种地雀,彼此很相似,但它们的喙的大小和形态却互有差异,分别适应各自的食物(参见图25.2)。

达尔文回到英国,整理加拉帕戈斯群岛的标本时,又发现一个重要事实:群岛上的几种嘲鸫(mocking bird)也是独有物种。不同岛屿上的嘲鸫彼此相似,又有明显差别,属于不同物种。这使达尔文看到海岛与邻近大陆物种之间的关系以有趣的形式在同一群岛内部表现出来。

面对这些事实,问题出来了。年轻海岛上独有物种是从哪里来的?是从邻近大陆迁徙来的吗?如果是这样,物种到底是不变的还是可变的?经过缜密地思考。达尔文认为,只要摆脱了物种不变论的束缚,用一个简单的自然原因就可以给上述事实以合理的解释:邻近大陆的生物由于某种偶然的原因来到这些新生的岛屿。迁徙者生活在自然条件(包括物理环境及生物之间的关系)和大陆不同,且相对隔离的海岛上,逐渐发生变异,形成海岛独有的物种。达尔文由此引申出一个重要概念,那些彼此相似又互有差别的物种来自一个共同祖先,有一个共同来源。

当达尔文刚刚提出共同来源的思想时,可以将它称为假说。作为假说,必须是可以检验的。人们能够根据假说,用推测(inference)和类推(analogy)的方法,对可能发生的事件作预测,并在进一步观察或实验中检验它。如果检验的结果不能支持假说,人们就应提出新的假说,作新的探索;如果能够支持假说,它可以作为继续探索的思路;也可能对假说在一定程度上支持,又要求作某种修正。任何科学知识都要反复地接受观察和实验的验证。

达尔文和赫胥黎(T. H. Huxley,1825—1895)比较分析了人和猿的有关材料得出结论:人与大猿(猩猩、大猩猩、黑猩猩)有共同来源,它们是从某种古猿演化而来。海克尔(E. Haeckel)提出在类人猿和人之间有一个中间环节,即类似猿的人,并给这种推测的生物取了一个属名:*Pithecanthropus* 即猿人。在达尔文时代还没有发现任何可以认为是猿人的化石,猿人在化石记录中还是一个“缺环”。我们可以将这些看法,看成是根据人猿共祖假说所作出的一个考古学的预测。

1887年荷兰解剖学家迪布瓦(E. Duboiz)率先有计划、有目的地去寻找这个“缺环”。在这以后,经过几代科学家100多年的努力,现在人们已经拥有了至少有440万年连续的化石人类的考古记录。其中一些化石人类可以视为人与古猿之间的“缺环”。生活于300多万年前东非大裂谷的阿法南猿(*Australopithecus afarensis*),既有似猿的性状,又有似人的性状。他的脑

量小,仍处于猿的水平,但又有一些重要性状说明他已经能直立行走,如颅底的枕骨大孔,像人一样位于颅底的中央,而不是像猿那样位于颅底偏后的地方,他的骨盆,像人那样短而宽,而不是像猿那样窄而长。虽然,阿法南猿在许多方面还是似猿的,但是直立行走使他的双手变得自由,从而为制造石器提供了一个重要条件,使他具有继续向人的方向演化的潜能。因此,人类学家将他放进人的系谱而不是猿的系谱。正是这些化石人类的发现使人猿共祖理论得到验证,也使共同由来思想得到验证。

生物进化是一个在地质时间尺度内发生的事件,人们用新发掘的考古材料对预测进行验证。如果生物学研究的现象是在短的时间尺度内发生的事件,人们可以更加主动地去根据预测来设计有对照的实验对假说进行验证。孟德尔的豌豆试验为我们提供了一个范例。

孟德尔将纯合的红花豌豆和纯合的白花豌豆杂交,子一代为杂合的红花豌豆。子一代豌豆自交,子二代红花豌豆和白花豌豆之比为 3∶1。孟德尔据此提出假说:在世代之间遗传的不是性状本身而是决定性状的因子(基因)。在形成配子时等位基因分离,这种分离在等位基因之间是彼此独立地进行的。在受精作用中,不同配子随机结合成为合子。孟德尔认为,如果这个假说是正确的,可以作这样一个预测:将杂合的红花豌豆(Aa)和纯合的白花豌豆(aa)回交,红花豌豆(Aa)产生的配子(a)和配子(A),同白花豌豆(aa)产生的配子(a)随机结合,产生的后代将有一半为杂合红花豌豆(Aa),一半为白花豌豆(aa)。实际的测交结果和预测的一样,它同 $Aa\times Aa$ 和 $Aa\times AA$ 的结果都不一样。假说得到一个有说服力的验证。

纵观科学方法的各个关键要素,可以看到,科学是一项具有自我修正机制的社会活动。科学方法的精髓就在于坚持任何思想、假说、理论都必须是可以检验的。包括观察和实验在内的实践是检验真理的标准。

1.7 生物学与现代社会生活的关系

全球变暖、生态平衡、濒危物种、遗传工程、转基因作物、试管婴儿、克隆、杂交水稻、有氧运动等已经成为频频见于大众传媒的主题词。仅仅为了理解和把握大众传媒上的有关信息,我们就需要掌握一定的生物学基础知识。

生物学和农学、医学有着密切的关系。生物学是农学和医学重要的基础学科之一,农学和医学则是生物学的最重要的应用领域。长期以来,农学和医学的要求和实践是生物学发展的推动力之一。家养动植物人工选择的实践及成果是达尔文进化理论的重要依据之一。达尔文把他的自然选择理论看成是人工选择原理在自然界的应用。牛痘的发明推动了人们对免疫的认识。值得注意的是,随着现代科学的发展,人们愈来愈多地看到,生物学理论的突破转化为农学和医学等方面的新技术,引发农学和医学的突破。例如,有关生殖生理学的研究成果,使体外授精成为可能,实现了生殖技术的一次突破。关于造血干细胞的分化潜能的研究及分离培养技术的发展,推动了运用移植骨髓造血干细胞治疗白血病技术的形成和发展。

20 世纪 70 年代诞生的 DNA 重组技术是当代最重要的一项由生物学理论转化而来的技术。它能将一段外源 DNA(目的基因)导入宿主细胞,并在宿主细胞中得到表达。利用这种技术,人们通过酵母生产新型疫苗,通过大肠杆菌生产人胰岛素、生长激素、干扰素等。人们可以将外源基因导入作物或家畜家禽细胞,使它们具有人们期望的性状,如培育能抗病的棉花品种。此外还有可能对遗传病进行基因诊断和进一步的基因治疗。

生物学的一个重要应用是帮助我们认识和处理我们所面临的环境问题。今日地球的表面环境,作为我们家园是那么“恰到好处”,大气中 CO_2 的浓度正好使地表温度适合生物的生存,并有效地防止了地表液态水的过度蒸发,保持了一个生物生存需要的液态水圈;大气中含有足够的分子态氧,保证了生物的呼吸和岩石的风化,而岩石的风化提供了生命需要的矿物质,并且大气中的氧在紫外线作用下,形成了一个臭氧层,挡住了来自宇宙空间的紫外线辐射,保护了地表生命;氧化性大气圈还能使大多数陨石在到达地表之前燃烧掉,等等。然而早期地球的大气并非如此。在地球形成以后,在长达 7 亿年的时间里,地球大气是以 CO_2 为主的酸性大气。那时,地球的表面死气沉沉。从那个早期具有酸性大气的地球演变成今日的地球,无论是 CO_2 浓度的下降,还是 O_2 在大气中的积累,生命的起源和发展,特别是光合自养生物,先是蓝细菌,后来是浮游藻类和绿色植物,起了重要作用。今日贮存于地下的煤、石油、天然气等都是生命活动的产物。因此,

目前地表物理环境是历经37亿年之久，生物与其环境协同进化的结果。要维持这种环境的物理状态，仍然需要地表上具有相当规模和质量的生态系统，而生物的多样性是生态系统存在的前提和基础。从这个角度来看，人们为了眼前的利益砍伐森林、开垦湿地，毁掉原有的生态系统，使许多物种濒于灭绝。人们向环境排放生活污水、工业废水、废气、废渣，造成污染，可以使大面积的河流、湖泊和海湾成为没有生命的水域。更为严重的是大量燃烧矿石燃料，向空气中排放 CO_2 等温室气体使温度增高，导致大气环流和降雨格局的变化，这已经成为定论。对人类和生物界来说，这些都是灾难性的。如果人类行为不改弦更张，长此以往，后果不堪设想。

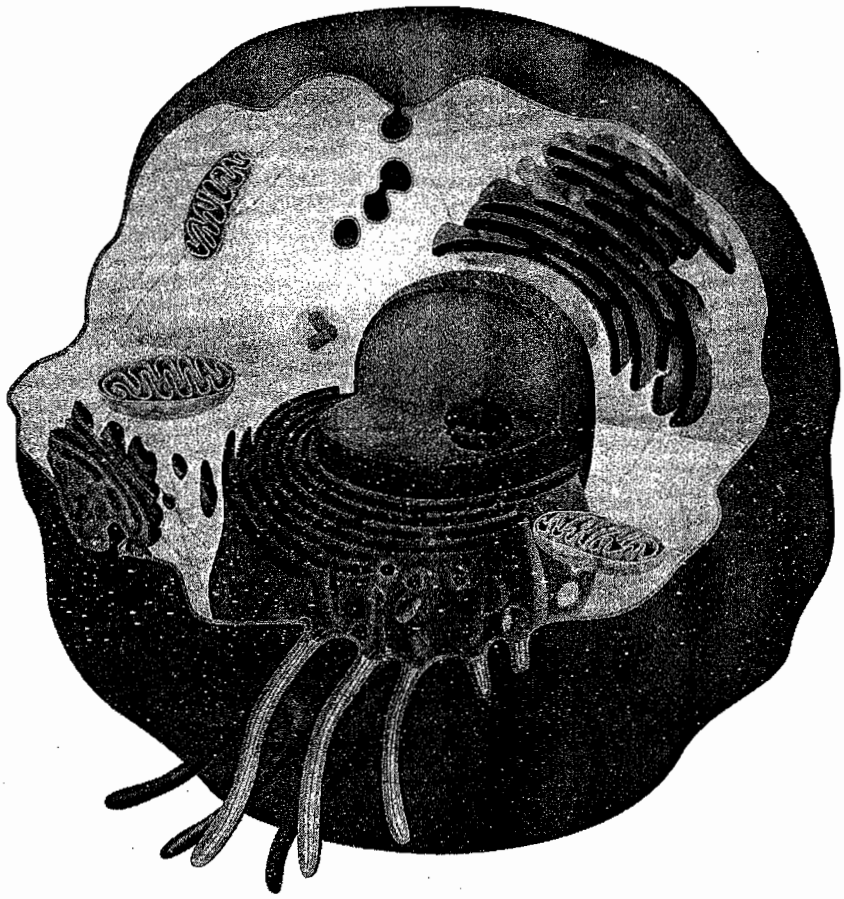
要正确认识和解决我们所面临的环境问题，必须首先认识这样一个基本事实：今日地球上以生物多样性为基础的生态系统，是这个适合于充当人类家园的地球表层环境得以维持的支持系统。不管人类掌握了多大的自然力，仍然是这个大系统中的一员，人不能离开这个系统，而必须在维护好这个系统的前提下谋取自身的发展。人类既不能被动地受自然支配，又不能任意地去支配自然。人应当回归自然，与自然协同进化。今天，人们所追求的理想社会，必须是环境友好型的和谐社会。生物学与人类命运息息相关，其重要性怎样强调都不过分。

思考题

1. 生物体细胞作为基本单位的组构，有哪些重要的特点？
2. 为什么说生物体是一个开放系统？
3. 在五界系统中，为什么没有病毒？
4. 在二界或三界系统中，细菌、真菌均隶属于植物界，在五界系统中，它们都从植物界中划出来，或独立或为原核生物界和真菌，这样做的理由是什么？
5. 三叶草—蝴蝶—蜻蜓—蛙—蛇—鹰是一种常见的食物链，但其中没有分解者，试将分解者以适当方式加到这个食物链中。
6. 分子生物学的发展如何深化和发展了人们关于生物界统一性的认识？
7. 怎样理解科学是一项具有自我修正机制的社会活动？
8. 为什么说地球上的生态系统是目前使人类生存的地球表层环境得以维持的支持系统？

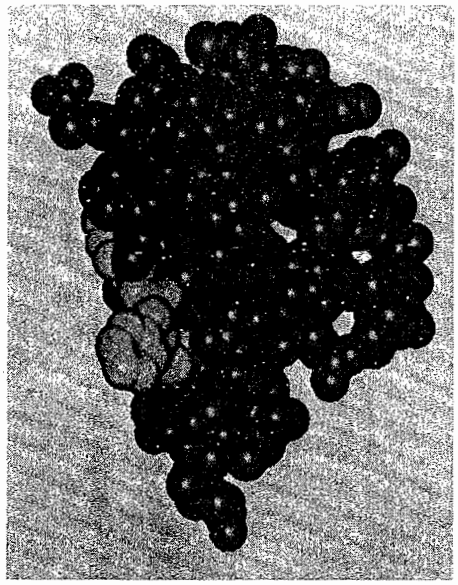
第1篇 细胞

2 生命的化学基础
3 细胞结构与细胞通讯
4 细胞代谢
5 细胞的分裂和分化



2 生命的化学基础

2.1 原子和分子
2.2 组成细胞的生物大分子
2.3 糖类
2.4 脂质
2.5 蛋白质
2.6 核酸



胰岛素分子结构模型图

生物体是由各种各样的分子组成的。这些分子中的任何一种,无论多么复杂,脱离了生物体就完全和无机界中的分子一样,丝毫不能表现出生命现象。生物体中许多关键性的大分子,例如核酸和蛋白质,确实有许多特性和无机大分子不同,但是单独的这类大分子仍然不具备生命的特征。生物体内含量最多的分子是水,生物体内的水和非生物界的水没有任何区别,但是没有水就没有生命,没有水绝对不可能组成生物体。水在生物体内之所以起着不可替代的作用,原因仍在于水本身的特性。

正是由于组成生物体的各种分子以特有的方式聚集在一起,才产生了生命现象。对于生命的本质,虽然已经有了多方面的了解,但至今仍未完全阐明,探索仍未有穷期,认识在不断深入。

无论如何,了解生物大分子的特性,是了解生命本质的基础,所以我们在叙述生物体的基本单位——细胞之前,先讨论组成生物的分子。

2.1 原子和分子

2.1.1 生命需要约25种元素

元素是具有相同核电荷数的一类原子的总称。原子是化学变化中的最小粒子,原子极小,其半径约为$(2\sim3)\times10^{-8}$ cm。

物理学家已将原子裂解为100多种亚原子颗粒。为了解原子的基本结构,我们只要知道3种亚原子颗粒(或称基本粒子)就够了。这3种基本粒子是质子(proton)、电子(electron)和中子(neutron)。质子带正

电荷,电子带负电荷,质子与电子的电荷大小相等,符号相反。中子则不带电荷。电子的质量约为 0.91×10^{-30} kg,质子的质量约为电子的 1 800 倍。中子的质量与质子的相等。

氢原子是最简单的原子,只由一个质子和一个电子组成。质子就是氢的原子核(nucleus),核外有一个电子沿着一定轨道运动,运动的速度约等于光速。氦原子的复杂程度仅高于氢原子。氦原子核中有 2 个质子和 2 个中子,核外有 2 个电子。由于正负电荷的吸引,电子与原子核保持着一定的距离。运动着的电子占据的空间比原子核大得多,形成所谓电子云。

每一种元素的原子中,亚原子颗粒的数目不等。但每一种原子中,质子的数目是该原子所特有的。这一数目称为该原子的原子序数。例如,氢的原子序数是 1,氦的是 2。碳原子核中有 6 个质子,所以其原子序数是 6。每一种原子中,质子的数目与电子的数目总是相等的。但中子的数目则可能有变化。

质子数和电子数都相同,但中子数不同的原子称为同位素(isotope),因为它们在周期表中的位置相同。例如碳元素就有 3 种同位素:碳-12,碳-13 和碳-14。它们都各有 6 个质子和 6 个电子,但中子数不同,分别为 6、7 和 8。这 3 种碳的原子序数都是 6,但原子质量数分别为 12、13 和 14,通常写作 ^{12}C,^{13}C 和 ^{14}C。天然存在的碳中,^{12}C 约占 99%,其他 1% 则主要为 ^{13}C,^{14}C 的量极少。^{12}C 和 ^{13}C 为稳定性同位素,就是说它们的原子核不会发生变化。^{14}C 为放射性同位素(radioactive isotope),因为其原子核会自行衰变,产生粒子和能量。放射性同位素对生物是有害的,但在生物学研究和医学中有许多用途。生物体对于含有放射性同位素的化合物照样吸收,和非放射性的一样。放射性极易用照相底片或计数器检测出来,所以可以利用放射性同位素显示某种原子在生物体内的来踪去迹。这种技术称为同位素示踪。例如,生物学家要了解二氧化碳在光合作用中的变化,便将 $^{14}CO_2$ 引入植物体内,看 ^{14}C 的变化途径。结果发现首先出现的是一种三碳的化合物。由此查明了 CO_2 转变为糖的全过程。

放射性同位素也可用于疾病的诊断。例如对于肾病患者,可以将极少量的放射性示踪物注入血液内,观察放射性化合物在尿中出现的情况。这种诊断所用的放射性化合物量极少,所用的放射性同位素又是极易衰变的,所以对人体无害。

大量的放射性同位素对人类可能造成灾害。1945 年第二次世界大战结束前夕,美国在日本广岛投下的原子弹,不仅杀伤了无数平民,而且遗患至今。留下的放射性辐射直到现在仍在引发许多人罹患癌症。

目前已知自然界存在的元素共有 92 种,还有二十几种元素是在实验室中合成的。这 92 种天然存在的元素中,有 25 种是生命所必需的。表 2-1 为人体所必需的元素及其在人体中的含量。这些元素中,碳、氢、氧和氮共占 96.3%。其中氧含量最高,这是因为组成人体的各种化合物几乎都含有氧,而且氧也是组成水的重要元素,人体重的 60% ~90% 是水。碳占体重的近 20%,组成人体的绝大部分物质都含有碳。氮是组成蛋白质的重要元素,人体组织的 10% ~20% 是蛋白质。氢除了是组成水的元素之一外,也存在于生物体内的绝大多数化合物之中。

表 2-1 人体中存在的元素

符号	元素	占体重的质量分数/%
O	氧	65.0
C	碳	18.5
H	氢	9.5
N	氮	3.3
Ca	钙	1.5
P	磷	1.0
K	钾	0.4
S	硫	0.3
Na	钠	0.2
Cl	氯	0.2
Mg	镁	0.1
微量元素(少于 0.01%):硼(B),铬(Cr),钴(Co),铜(Cu),氟(F),碘(I),铁(Fe),锰(Mn),钼(Mo),硒(Se),硅(Si),锡(Sn),钒(V),锌(Zn)		

表 2-1 中所列的微量元素也是必需的,不过需要量极少,而且可能并非所有生物的需要都是一致的。例如,目前已经证明,对于某些植物和绿藻,镍是必需的微量元素,但人和动物是否需要镍,仍属未知。必要的微量元素在生物体内作用很大。例如碘是人体所必需的微量元素,成年人每天约需 0.15 mg 碘。缺乏碘则甲状腺不能正常执行其功能,结果是造成甲状腺肿大。

2.1.2 化合物由元素组成

原子的各种基本粒子中,决定其化学性质的是电子。电子所带的能量多少不等,距离原子核越远,电子

所带的能量越多。原子中的电子存在于不同的能级，或称电子层。原子序数不同，原子中的电子层的数目也不等。最内的电子层中最多只能有2个电子，其外层中则可以有8个电子。最外层中的电子数决定着原子的化学特性。

生物体内最主要的4种原子是H，C，N和O，它们的最外层轨道都没有填满，所以都可以与别的原子发生反应。氢原子只有一个轨道，其中只有一个电子，它很容易再容纳电子，所以氢的反应性特别强。碳、氮和氧也容易发生反应。

原子之间怎样发生反应而形成化合物呢？关键在于电子的共用或得失，也就是化学键的形成。化学键基本上有两类：离子键和共价键。

例如，钠原子和氯原子形成氯化钠，当钠与氯相遇时，氯原子就会夺走钠原子最外层的一个电子，于是钠原子少了一个负电荷，变成带有一个正电荷的钠离子(Na^+)；而氯原子则多了一个负电荷，变成带有一个负电荷的氯离子(Cl^-)。两个电荷符号相反的离子彼此吸引，形成离子键(ionic bond)。所形成的化合物(例如NaCl)是电中性的。氯化钠是一种盐，盐都是由离子键形成的化合物，在自然界中通常以晶体的形式存在。氯化钠晶体中并不存在一个一个的NaCl分子，只是相互吸引的许多Na^+和Cl^-。

共价键(covalent bond)是由两个原子间共用一对或多对电子而形成的。这种由共价键连接起来的两个或多个原子，就是分子(molecule)。氢气(H_2)中的两个氢原子是由两个氢原子共用一对电子而形成的单键所连接的。氧气(O_2)中的两个氧原子共用两对电子，它们之间形成的是一个双键。甲烷(CH_4，天然气的主要成分)中一个碳原子与4个氢原子各共用一对电子，所以有4个单键。水(H_2O)则为两个氢原子分别与氧共用一对电子，所以有两个单键。

2.1.3 水是细胞中不可缺少的物质

水在生命活动中起着不可替代的作用，这是因为水有许多特性。

第一，水是极性分子。水是由两个氢原子和一个氧原子组成的，氢和氧共同争夺电子，形成共价键，但是氢和氧拉住电子的能力稍有不同。一个原子拉住共用电子的力量称其为电负性(electronegativity)，拉住电子的力量越大，电负性越强。在氢分子(H_2)或氧分子(O_2)中，2个同样原子的电负性完全相同，所形成的共价键称为非极性(nonpolar)共价键。甲烷(CH_4)中的4个单键也都是非极性共价键，因为其中C和H的电负性几乎没有差别。

水分子则与H_2、O_2和CH_4不同，因为氢原子和氧原子的电负性不同。氧是元素中电负性最强的一种，氧吸引共用电子对的力量比氢大得多，结果共用电子对离氧原子近得多。也就是说，电子的“共用”不是各占一半。这种共价键称为极性共价键，它所连接的两个原子一个较负，一个较正。也就是说，水分子中的氧略带一点负电荷，氢略带一点正电荷(图2.1)。换言之，水分子的一端较正，另一端较负，水是一个极性分子(polar molecule)。

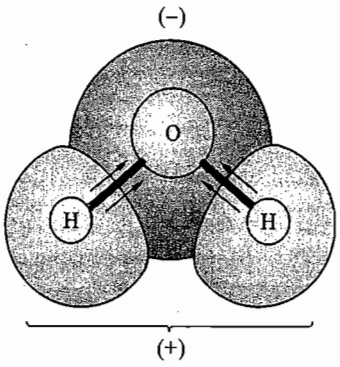


图2.1 水分子的极性(仿Campbell等，1999)

第二，水分子之间会形成氢键。如图2.2所示，水分子的极性使得它们之间相互作用。略带负电荷的一端(O)与略带正电荷的一端(H)相互吸引，形成一个

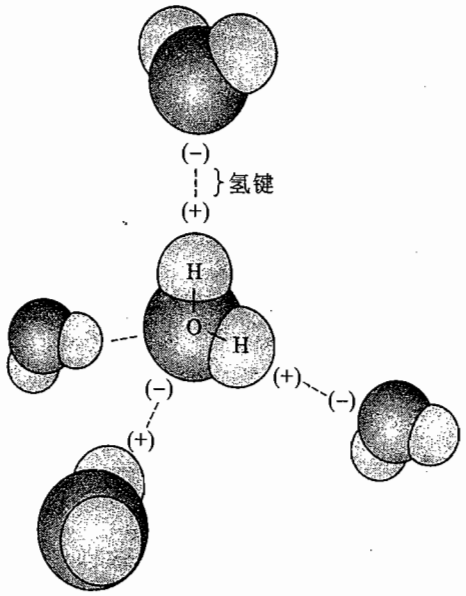


图2.2 水分子间的氢键(仿Campbell等，1999)

较弱的键——氢键(hydrogen bond)。每个水分子的负极(O),可以与另外两个水分子中的氢原子形成两个氢键;每个水分子的正极(H)又可与另外两个水分子中的氧原子形成另外两个氢键。其结果,每个水分子可以通过氢键与另外4个水分子连接(图2.2)。水分子的极性和它们之间氢键的形成使得水分子具有许多特性,因而液态水成为生命在地球上存在和发展的主要环境。

第三,液态水中的水分子具有内聚力。在液态水中水分子之间氢键的存在时间以10^{-11} s计。所以瞬息之间,每个水分子都与无数个别的水分子相结合,彼此"黏合"在一起,这种内聚力(cohesion force)比任何其他液体中的都强。水的内聚力对生命极其重要,例如,参天大树,水分之所以能从地下深处的根中上运到叶中,就是因为有这种内聚力使之形成连续不断的水柱而被拉上去。水分子之间的内聚力也使水的表面张力极大,使水的表面上好像覆盖了一层看不见的薄膜。正因为如此,密度比水大的昆虫才有可能在水面上爬行。

第四,水分子之间的氢键使水能缓和温度的变化。加热时,水的温度上升得慢。这是因为水分子间有氢键,热能必须先将氢键破坏才能使水分子运动得快些,温度才会上升。所以只要温度上升几度,水就会吸收并贮存很多能量。相反,当水冷却时,又会形成更多的氢键,这时就会有热能被释放出来,使冷却过程变慢。

沿海的气候较内陆温和,冷热变化较小,原因就在于水分子间的氢键。同样,它也使海洋的温度变化不大,适于海洋生物的存活。

氢键也使水分不易蒸发,使水的沸点高达100℃,这使地球上能保持着大量的液态水,利于生命的存在和发展。水分的蒸发也起冷却作用,出汗使陆生哺乳动物在夏季不致过热,人在剧烈运动时出汗也是调节体温的一种方式。

第五,冰比水轻。由于固体的水(冰)中氢键是固定的,而在液态水中氢键不断地变换,所以冰中水分子占据的空间较大,而液态水中水分子更为密集。固态的密度小于液态的密度,这是水的独一无二的特性。设想假若冰的密度大于水的密度,那么严冬过后,冰就很难全部融化,年深日久,不仅河流湖泊,连海洋都可能结成坚冰,地球上的生命就不可能存在了。

第六,水是极好的溶剂。由于水是极性分子,所以带有极性的分子也非常容易溶于水中。例如食盐的晶体,是由Na^+和Cl^-两种离子组成的。将食盐晶体放在水中,其中的Na^+便吸引水分子中带负电荷的一端,使水分子将其包围;而Cl^-则吸引其带正电荷的另一端,也使水分子将其包围。这样,NaCl就溶于水中了。事实上,许多带有极性的分子都易溶于水,这种特性,使水在所有细胞内,在血液和植物的汁液内,都成为生命所需要的各种各样物质的良好溶剂。

第七,水还有一个重要特性,就是能够电离。在生物体内的大部分水溶液中,水分子是不电离的,但有一些水分子则电离成氢离子(H^+)和羟离子(OH^-)。生物体内,带正电荷的H^+和带负电荷的OH^-必须处于某种平衡。

凡是产生H^+的化合物就是酸,产生OH^-的化合物就是碱。例如,盐酸(HCl)就是强酸,它存在于人的胃液中。在溶液中,HCl解离为H^+和Cl^-。溶液酸性的强弱决定于其中H^+的多少。

碱是接受H^+的化合物,例如氢氧化钠(NaOH)就产生OH^-,OH^-与H^+化合形成H_2O。溶液的碱性越强,其中的OH^-就越多。

我们用pH来表示溶液的酸度。中性溶液中H^+的浓度与OH^-的浓度相等,即$[H^+]=[OH^-]$。溶液的pH可以从0到14:在稀水溶液中,pH为0是最强的酸度,pH为14是最弱的酸度(或最强的碱度),pH为7则是中性溶液。纯水或既不呈酸性又不呈碱性的溶液,pH为7。大多数活细胞中的pH均近于7。胃液的pH为2,柠檬汁的pH也是2,番茄汁的pH为4,人尿的pH为6左右,血液的pH略高于7,海水的pH约为8.5,常用的洗涤剂溶液的pH在12以上。

细胞中pH的微小变化都可能是有害的。生物体内的液体中有缓冲剂(buffer),它们能抵抗pH的变化,即当pH高时,它们产生H^+;而当pH低时,它们又能产生OH^-去中和H^+。但缓冲剂的缓冲能力是有限的,当环境中的pH变化太大时,缓冲剂就无能为力,生物体也自然会受到伤害。

当前环境中的酸雨或酸雾就是一个全球性的大问题。酸雨来源于矿物燃料(煤、石油、天然气)的燃烧。燃料中的硫和氮经燃烧变成了氧化物,这些氧化物与空气中的水蒸气形成硫酸和硝酸,随水降落到地上就成了酸雨。酸雨的pH可达2~3,有时酸雾的pH可达1.7。

酸雨可能酸化土壤,影响动植物的生长和人体的健康。江河湖水酸化,会导致鱼类的死亡。而且酸雨可以传播到很远,为害不限于产生硫和氮的氧化物的地区,例如为害北欧的酸雨可能来自北美洲。

2.1.4 化学反应使原子重组

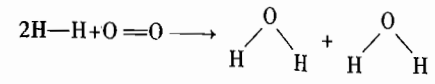
生命现象的特点之一就是新陈代谢(metabolism),新陈代谢包括无数的化学反应。这些化学反应使生物体内的众多物质千变万化。

原子和分子的化学性质就是指它们会发生什么化学变化。而原子的化学性质则决定于其中各种基本粒子的状况,特别是电子的数目和排布。当原子化合成分子时,或者简单的分子形成更复杂的分子时,就出现了新的性质。水就是一个最好的例子。氢分子和氧分子化合成水:

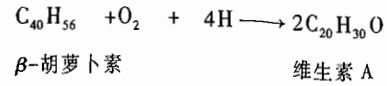
$$2H_2+O_2 \longrightarrow 2H_2O$$

这个化学反应使两分子氢($2H_2$)和一分子氧(O_2)化合,形成两分子水($2H_2O$)。H_2 和 O_2 是反应物,H_2O 是产物。这种变化使得氢和氧变成了一种完全不同的物质——水,水具有许多独特的性质,不同于任何其他分子。这些特性使水成为生命的基础,如前一节所述。

化学反应并不能创造或破坏原子,它只能将原子重新组合。所以化学反应是破坏已有的化学键,形成新的化学键。上述水的形成中,破坏的是氢原子之间的两个单键和氧原子之间的一个双键,产生的是4个氢和氧之间的单键,如下式所示:



生物体内不能发生 H_2 和 O_2 直接化合形成 H_2O 的反应,但是能够发生千万种各式各样的重要反应,包括产物之一是 H_2O 的反应(如脱水合成反应)。我们举一个例子。大家都知道每天膳食中不能缺乏维生素,维生素有许多种,其中有一种是维生素A。维生素A对于正常的视力和健康的皮肤都是必需的。要获得维生素A,需要吃绿色的蔬菜或橙黄色的胡萝卜或番茄。这些蔬菜中并没有维生素A,但是有一种橙黄色的色素胡萝卜素。胡萝卜素是一种比较复杂的分子,由40个碳原子和56个氢原子组成。胡萝卜素转变为维生素A的反应如下:



这个反应中的变化并不十分复杂,其中发生的只是一个碳与碳之间双键(C═C)的破裂和新的C—H和C—O—H键的形成,即发生变化的只是少数几个化学键。这个反应中所需要的 O_2 来自空气,4H则来自于细胞中的其他分子。这个反应只是发生在活细胞中成千上万个化学反应的一例。以后我们将会讲到在生物体内发生的更多的化学反应。

2.2 组成细胞的生物大分子

2.2.1 碳是组成细胞中各种大分子的基础

细胞所合成的几乎所有分子都含有碳,碳能够与碳或与其他原子相连。碳原子有着不同寻常的特性,就是能够形成非常大的各种各样的分子。活的生物体内含碳化合物的量仅次于水。

除一氧化碳、二氧化碳和碳酸盐等少数简单化合物外,含碳化合物统称为有机化合物。已知的有机化合物有200多万种,而且还在不断地合成或发现新的有机化合物,所以其数目与日俱增。前面讲过,一种元素的化学性质决定于其原子最外层电子的数目。碳原子最外层有4个电子,还有4个电子的空位。所以碳原子极易与其他原子共用4对电子而形成4个共价键。

图2.3a表示碳原子的四面体结构。以甲烷为例,可以把碳原子的4个单键看成是四面体的4个角与中心之间的一条线,4个氢原子在4个单键的一端,另一端则在碳原子的中心。单键所表示的只是C与H之间的电子云。甲烷的结构式如图2.3b所示。

像甲烷这样的分子,仅由碳和氢两种元素组成,称为烃或碳氢化合物(hydrocarbon)。由于碳与碳可以形成链,链又可以有分支,链的长度则由2个碳至数千个不等,所以链状的烃就多不胜数。图2.3中的c、d、e、f就是几个例子。c是乙烷,d是丙烷,e是丁烷,f是异丁烷。丁烷和异丁烷的分子式相同(都是 C_4H_{10}),但结构不同,称为异构体(isomer)。每一种异构体都有其特性。烃中也可以有双键,如图2.3中的g和h,g是1-丁烯,h是2-丁烯。烯表示双键,1和2表示其位置是在第1个(自左向右数)碳上还是第2个碳上。长的碳链还可组成环,环中可以有双键。图2.3i是环己烷,j是苯,苯环存在于许多种有机化合物中。图2.3中所列的各种化合物,各代表一种碳骨架(carbon skeleton),碳骨架是许许多多种有机化合物的基础。

图2.3中的化合物和我们的日常生活关系密切。甲烷是天然气的主要成分,乙烷和丙烷是液化石油气的主要成分,环己烷存在于汽油中,苯则为常用的有机溶剂。

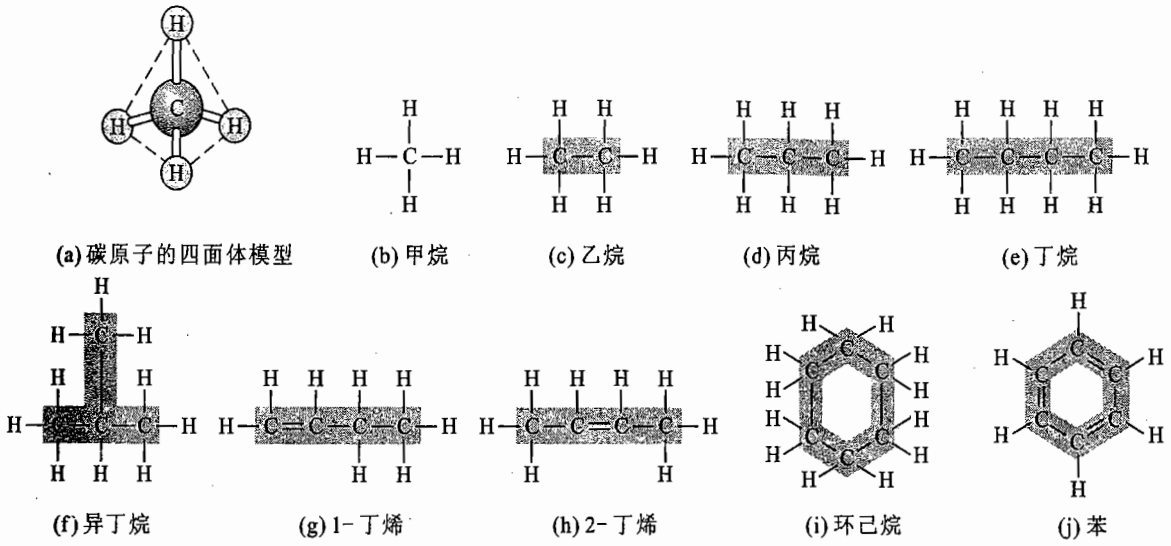


图 2.3 几种碳骨架及化合物举例

可以把所有的有机化合物都看作是由烃衍生而来的。除去碳原子和氢原子外,有机化合物还可以有别的原子,其中最常见的是氧和氮。而且参加化学反应的往往是这些原子组成的原子团,这类原子团称为官能团(functional group)。在组成细胞的分子中最为重要的功能团有 4 种:羟基(—OH)、羰基(>CO),羧基(—COOH)和氨基(—NH_2)。表 2-2 就是这 4 种功能团的名称、结构、存在形式等。

表 2-2 4 种重要功能团

名称	结构	含该基团的化合物	化合物举例	存在形式
羟基 —OH	—O—H	醇类	乙醇	糖类,水溶性维生素
羰基 >CO	—C(=O)—H	醛类	丙醛	某些糖类,甲醛
	—C(=O)—	酮类	丙酮	某些糖类
羧基 —COOH	—C(=O)—OH	羧酸	乙酸	氨基酸,蛋白质,脂肪酸,维生素
氨基 —NH_2	—NH_2	胺类	甲胺	氨基酸,蛋白质,尿素

这4种功能团中，羟基(hydroxyl group)是由氢原子和氧原子组成的，氧原子一方面与氢形成单键，另一方面又与碳形成单键。含有羟基的化合物有醇类，乙醇(酒精)就是最常见的一种醇。

羰基(carbonyl group)中一个碳原子与一个氧原子形成双键，碳原子的另外两个键可以连在另外的碳上，也可以与氢相连。如果羰基在碳架的末端，化合物就是醛(aldehyde)；如果羰基在碳架中间，化合物就是酮(ketone)。

羧基(carboxyl group)中碳原子一方面与氧形成双键，另一方面又连接着一个羟基。羧基能解离出 H^+，所以有羧基的化合物称为羧酸(carboxylic acid)。

氨基(amino group)由氮原子和两个氢原子组成，氮原子上的另一个键则可连在碳上。它起着碱的作用，能吸收 H^+。含氨基的有机化合物称为胺(amine)类。

这4种功能团有一个共同特点，就是都有极性，因为其中的氧原子或氮原子都有很强的电负性，能够吸引电子。因此，所有含有这些基团的化合物都是亲水的(hydrophilic)，都是水溶性的。这是这些化合物能在生物体内起重要作用的必要条件。

表2-2中所列的化合物中都只有一种功能团。事实上，许多生物分子中含有两种或更多种功能团。例如糖分子中就有羟基和醛基或酮基，氨基酸中有氨基和羧基。多种功能团的存在有利于它们形成大分子。

2.2.2 细胞利用少数种类小分子合成许多种生物大分子

在生命现象中起着重要作用的分子都是极其巨大的分子，称为大分子(macromolecule)。生物大分子可分为4大类：蛋白质(protein)、核酸(nucleic acid)、多糖(polysaccharide)和脂质(lipid)。这4类大分子中的前三类都是多聚体。所谓多聚体(polymer)，就是由相同或相似的小分子组成的长链，就像一列火车是由许多节车厢连挂而成的一样。组成多聚体的小分子称为单体(monomer)。细胞利用单体组成多聚体。

生物细胞中所合成的大分子种类极多，仅蛋白质的种类就约有 10^{12} 种，而且每种蛋白质还有变化，所以其总数几乎是无穷的。然而细胞合成这么多种多聚体所用的单体种类不过四五十种，加上少数几种不常见的单体，总共也不到100种。例如，蛋白质就是仅由20种不同的氨基酸组成的。数百个氨基酸残基组成长链，就成了种类数不清的蛋白质。DNA仅由4种不同的单体，即核苷酸组成。蛋白质和核酸之所以种类繁多，关键在于其中单体的排列顺序不同。

生物制造多聚体所用的单体是通用的，人、植物、动物和细菌都用同样的20种氨基酸和同样的4种核苷酸，然而所合成的蛋白质和DNA则不仅因物种而异，而且不同的个体之间也有不同。

细胞将单体组成多聚体的方式是所谓脱水合成(dehydration synthesis)。所有的单体都有氢原子(H)和羟基(—OH)，每加上一个单体，便有一个H和一个—OH形成了水(HOH)，产生一个新的共价键，这便是脱水合成。不管具体的单体是什么，这个反应是普遍发生的。假定A—A—A为一个小的多聚体，A′为一个未连接上去的单体，脱水合成可示意如下：

$$\mathrm{HO—A—A—A—H + HO—A'—H \longrightarrow HO—A—A—A—A'—H + H_2O}$$

通过这个反应，A′与小多聚体中末端的一个A形成一个新的共价键。不管单体是什么，所发生的脱水作用是完全相同的。

生物体内不仅要合成多聚体，还要使多聚体分解。例如，生物所摄取的食物往往是大分子，要将它们吸收，必须先将它们分解为单体。将多聚体分解为单体的反应恰是脱水合成的逆反应，即水解反应(hydrolysis)。水解就是加入一个水分子使键断裂，如下式所示：

$$\mathrm{HO—A—A—A—A—A'—H + H_2O \longrightarrow HO—A—A—A—H + HO—A'—H}$$

水解后水中的H连接到新多聚体的末端单体上，—OH连接到新释放的单体上。

脱水合成和水解是两种反应类型，在细胞中普遍存在。具体到每一种反应，则各自由专一的酶催化。

2.3 糖类

2.3.1 单糖和双糖

糖类(carbohydrate)是一大类化合物，从最简单的糖到很大的多糖(polysaccharide)。多糖即由糖的单体

聚合而成的长链。Carbohydrate 这个字的本意是碳水化合物，因为糖的最基本的化学式可以写成为 CH_2O，好像是碳和水化合而成的。这个字在英语中仍在沿用，但容易使人误解，因为糖并不是碳和水化合而成的。组成多糖的单体是单糖（monosaccharide），最常见的单糖是葡萄糖（glucose）和果糖（fructose），蜂蜜主要是这两种单糖的混合物。葡萄糖是生物体内最重要的单糖，分子式为 $C_6H_{12}O_6$，结构式如图 2.4a，果糖的分子式也是 $C_6H_{12}O_6$，但结构式不同（图 2.4b）。从这两个结构式可以看出单糖分子的两个特点：一是有许多羟基，所以单糖属于醇类；另一个特点是有羰基。羰基或在分子一端（如葡萄糖）成为醛基；或在分子中间，成为酮基（如果糖），所以葡萄糖属于醛糖（aldose），果糖属于酮糖（ketose）。

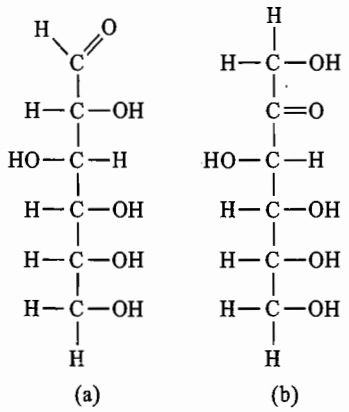


图 2.4 葡萄糖（a）和果糖（b）的结构式

葡萄糖和果糖是异构体，它们之间的区别仅在于原子的排列不同，具体地说，仅在于羰基的位置不同。这种差别看似不大，但两者的性质却有很大不同，例如，它们与其他分子发生反应的能力不同，甜度不同，果糖要比葡萄糖甜得多。

葡萄糖和果糖都是由6个碳原子组成的，称为己糖（hexose）。存在于生物体内的单糖还有由 3、4、5 和 7 个碳原子组成的，分别称为丙糖（triose）、丁糖（tetrose）、戊糖（pentose）和庚糖（heptose）。其中戊糖尤其重要，因为它们是组成核酸的成分。

图 2.4 中糖的结构式是线状的，但事实上这并不完全正确，因为许多单糖在水溶液中还会形成环，环状结构与线状结构互相转变，达成平衡。图 2.5 所示就是葡萄糖的线状结构与环状结构的相互转变。每个碳原子上的标号可以帮助你了解它们之间的关系。单糖的环状结构常用简化的方式（c）表示，这时不必将环中的碳原子写出，环也可用粗细不同的线画出，表示它是一个平面，羟基和其他功能团则在这个平面的上方或下方。

细胞中用作燃料分子的主要是葡萄糖。葡萄糖和其他单糖也是细胞合成别的有机分子（如氨基酸）的原料。细胞中的单糖若不立即被利用则通常被合成为双糖和多糖。

双糖在细胞中是由两个单糖通过脱水作用合成的。两个葡萄糖就形成麦芽糖（maltose），这时两个单糖之间的两个羟基脱去一分子水，剩下一个氧原子，与两个单糖中的两个碳原子各形成一个共价键。麦芽糖存在于萌发中的禾谷类子粒中，例如，用于制作啤酒的大麦芽中就有麦芽糖。葡萄糖形成麦芽糖的反应如图 2.6 所示。

最常见的双糖为蔗糖（sucrose），是由葡萄糖与果糖形成的，形成方式与麦芽糖的完全相同。植物汁液中的糖主要是蔗糖，它是植物体内运送的主要养分。食用的蔗糖就是由甘蔗茎或甜菜根制取的。

蔗糖比葡萄糖甜，但不如果糖甜，所以 20 世纪 80 年代研究出了一种高果糖玉米糖浆（high-fructose corn syrup，HFCS），是将甜玉米浆中的葡萄糖转变为果糖的一种甜味剂，可用以替代蔗糖。

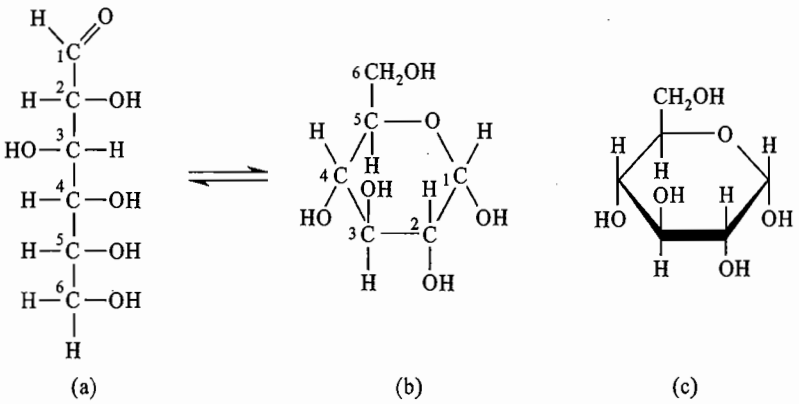


图 2.5 葡萄糖的线状结构（a）、环状结构（b）及其简化式（c）

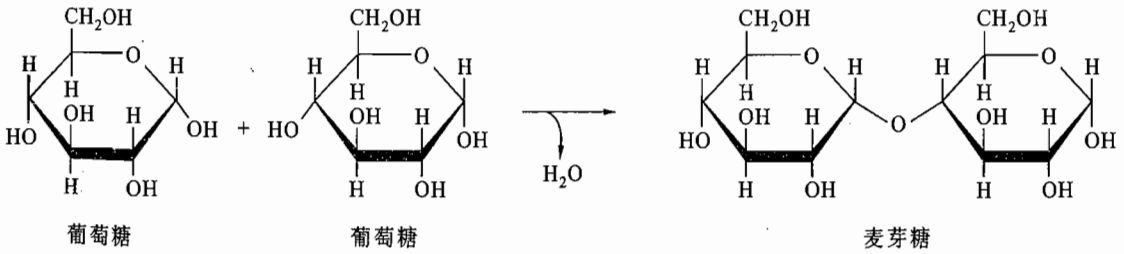


图 2.6 葡萄糖形成麦芽糖

2.3.2 多糖

多糖是由数百至数千个单糖通过脱水合成而形成的多聚体。这些多聚体有许多种，最重要的有 3 种：淀粉（starch）、糖原（glycogen）和纤维素（cellulose）。

淀粉贮存在植物根和其他部分中，由葡萄糖的单体聚合而成。图 2.7a 是淀粉分子示意图（图中的六角形代表葡萄糖单位，所有的侧链均未画出），它是很长的分子，由于连接葡萄糖单位的键形成一定的角度，所以其长链卷曲成螺旋。淀粉的螺旋可能无分支或有分支。

植物细胞中有淀粉粒，即卷曲的淀粉分子，是贮存的养分。当植物需要利用糖作为能源或是合成其他分子的原料时，就将淀粉水解。人和大多数其他动物也都能利用淀粉，在消化管中将其水解。谷物、马铃薯等就是人类膳食中淀粉的主要来源。

糖原是人和其他动物体内贮藏的多糖。糖原（图 2.7b）的结构和淀粉一样，也形成螺旋，不过分支更多。人体内的糖原贮存在肝细胞和肌细胞中，在需要时，这两种细胞就会将糖原水解成葡萄糖。人的消化系统也能消化食物中的糖原颗粒。

植物的细胞壁中有许多种多糖，起着保护细胞和支持植物体的作用。其中最重要的多糖是纤维素（图 2.7c）。纤维素是地球上最丰富的有机化合物，它形成微原纤维（microfibril），存在于细胞壁中。微原纤维形成坚固的壁保护着细胞，是木材的主要成分。纤维素也和淀粉及糖原一样，是葡萄糖的多聚体，但又与淀粉和糖原不同，其中连接单体的键方向不同，它们形成不

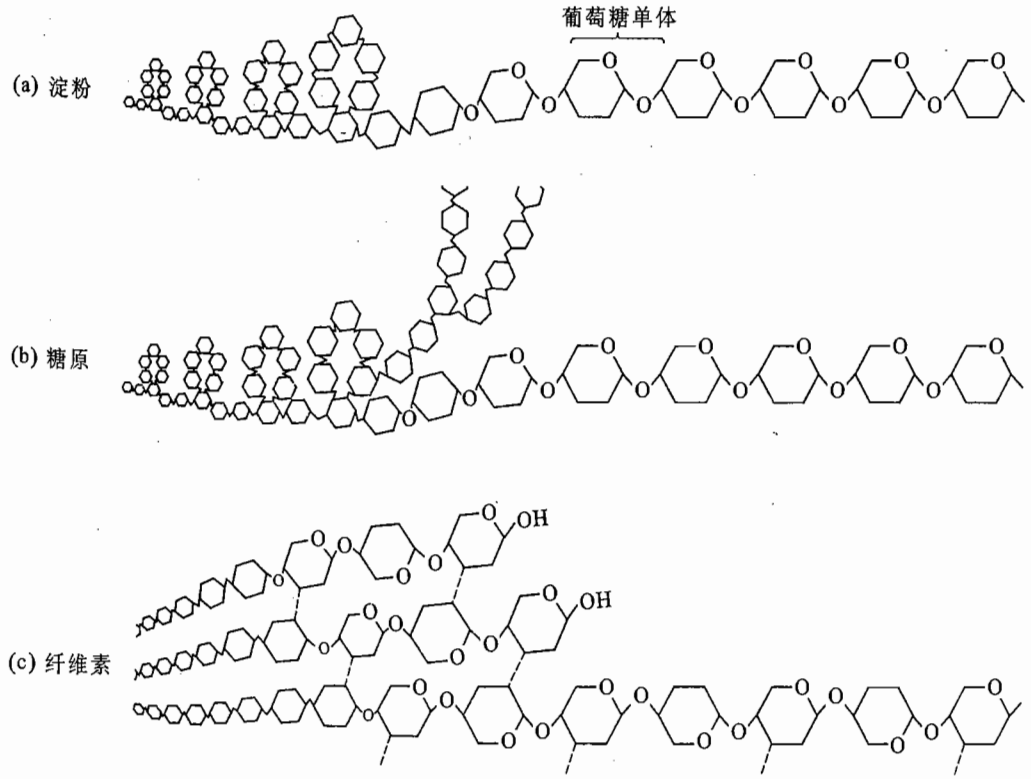


图 2.7 3 种主要的多糖

分支的链,而不发生卷曲。这些相互平行的链彼此由氢键联系,数千条合在一起,像电缆一样,形成原纤维的一部分。在木材中,一层一层的原纤维与其他类型的多聚体结合在一起,形成坚固的支持物,支持着高耸的大树。

纤维素不能被动物消化管中的酶所水解,所以我们吃下的纤维素只能原样排出来,毫无变化,这对于维持消化系统的健康极为有益,但它不是养分。有些动物如牛、马或白蚁,能消化纤维素,因为它们的消化管中寄生着能水解纤维素的微生物。

2.4 脂质

2.4.1 脂肪是脂质中主要的贮能分子

脂质包括多种多样的分子,其特点是主要由碳和氢两种元素以非极性的共价键组成。由于这些分子是非极性的,所以和水不能相容,因此是疏水的(hydrophobic)。严格地说,脂质不是大分子,因为它们的相对分子质量不如糖类、蛋白质和核酸的那么大,而且它们也不是聚合物。

脂质中最常见的是脂肪(fat),脂肪是由甘油和脂肪酸通过脱水合成而形成的。脂肪酸的羧基中的—OH与甘油的羟基中的—H结合而失去一分子水,于是甘油与脂肪酸之间形成酯键,便成为脂肪分子(图2.8)。

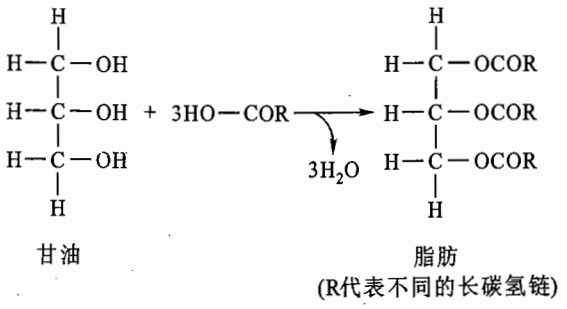


图2.8 甘油与脂肪酸脱水合成脂肪

脂肪分子中甘油的3个羟基通常为3个脂肪酸所酯化,所以脂肪又叫做甘油三酯(triglyceride)或三酰甘油(triacyl glycerol)。脂肪中的3个酰基一般是不同的,来源于C_{16}、C_{18}或其他脂肪酸。有双键的脂肪酸称为不饱和脂肪酸(unsaturated fatty acid),没有双键的则称为饱和脂肪酸(saturated fatty acid)。图2.9是一种脂肪的结构式。其中一个脂肪酸是C_{16}的,另两个是C_{18}的,一个有一个双键,另一个有两个双键。双键的存在使得碳链弯曲,占的空间较大,所以含有双键的脂肪在常温下是液态,因为其分子不能排列得太紧密。

脂肪中有多个碳氢链,所以是含能量较多的分子。1g脂肪中所贮存的能量约为1 g淀粉的两倍。

动物的脂肪中不饱和脂肪酸很少,植物油中则较多。膳食中饱和的脂肪太多会引起动脉粥样硬化,因为脂肪还有下面要讲的胆固醇均会在血管内壁上沉积而形成斑块,这样就会妨碍血流,产生心血管疾病。

2.4.2 磷脂、蜡和类固醇都是脂质

脂肪只是脂质中的一类,另外还有3类重要的脂质,它们是磷脂(phospholipid)、类固醇(steroid)和蜡(wax)。磷脂是细胞膜的重要组分,其结构与脂肪类似,不过分子中只有两个脂肪酸,另外一个酸是磷酸。磷脂是非常重要的生物分子,将在有关生物膜的部分中讨论。

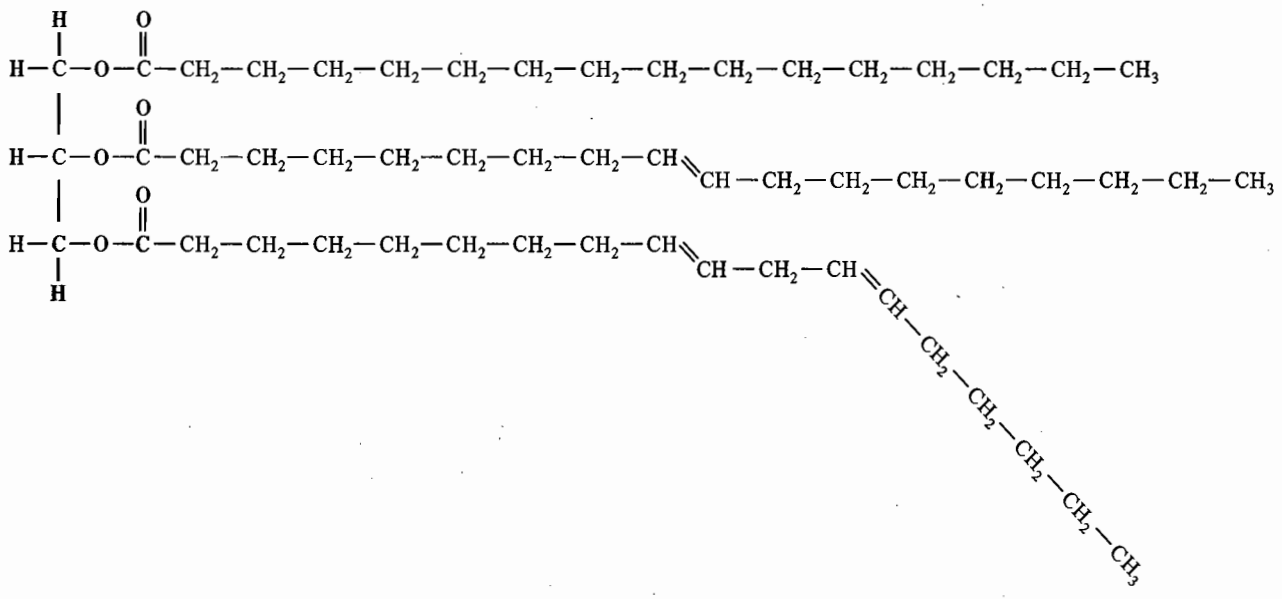


图2.9 脂肪分子举例

蜡也是酯,是由一些长链的醇与长链脂肪酸形成的酯。它们的疏水性比脂肪的更强,所以可保护生物体的表面。例如,苹果、梨的表皮上都有一层蜡,可以保护这些果实,避免干燥。动物的表面也有蜡,例如,昆虫就有蜡保护着其躯体,避免干燥。

类固醇是一类不同的脂质。它们的特点是碳链折成4个环,3个六元环和1个五元环。图2.10就是一种最常见的类固醇——胆固醇(cholesterol)的结构式。结构式环上的C和H都没有标出来。胆固醇是细胞膜的重要成分,也是动物体内合成其他类固醇的原料。动物的雌、雄性激素都是类固醇。

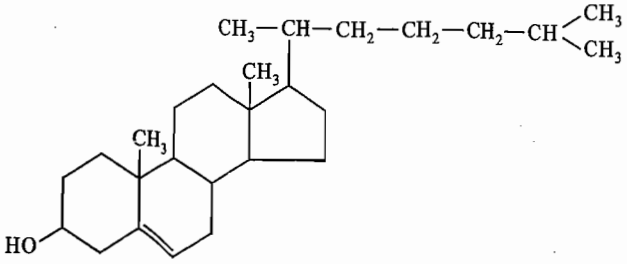


图2.10 胆固醇

有一些类固醇药物称为促蛋白合成类固醇(anabolic steroid),是人工合成的类似雄性激素的药物。它能促进肌肉发达,增强体力,常为一些运动员所服用。这些药物有许多严重的副作用,对运动员身心两方面都有严重影响,为许多体育组织所禁用。

2.5 蛋白质

2.5.1 蛋白质为生命活动所必需

蛋白质是由氨基酸组成的多聚体,是重要的生物分子。人体中有数万种不同的蛋白质,各自有其独特的三维结构,分别执行专一的功能。细胞、组织和机体的结构都与蛋白质有关,生物体内的每一项活动都有蛋白质参与。

根据蛋白质在机体内的功能,可将其分为7大类:

(1) 结构蛋白 结构蛋白是组成细胞结构的基础,例如,哺乳动物的毛、发、肌腱和韧带,蚕和蜘蛛的丝等都是由专门的蛋白质组成的。

(2) 收缩蛋白 收缩蛋白与结构蛋白共同起作用,例如,肌肉的运动就需要收缩蛋白与肌腱共同起作用。

(3) 贮藏蛋白 例如,卵清蛋白就是动物卵中的贮藏蛋白,是给发育中的胚胎提供氨基酸的。植物的种子中有许多种贮藏蛋白,是种子萌发时的养料来源,也是食物中重要的蛋白质来源。

(4) 防御蛋白 例如,抗体就是一种防御蛋白,是存在于血液中负责与病原体作斗争的蛋白质。

(5) 转运蛋白 负责物质转运的蛋白质,例如,血红蛋白,即血液中含铁的蛋白质,是把氧从肺转运到身体其他各部分的蛋白质。

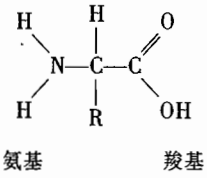
(6) 信号蛋白 信号蛋白是将信号从一个细胞传送到另一个细胞的蛋白质。例如,某些激素就是信号蛋白,它们的作用是协调躯体中的某些活动。

(7) 酶 酶大概是生物体内最重要的蛋白质。它们是生物催化剂,催化体内的每一个化学反应。酶促进化学反应的进行,但本身并不在反应中发生变化。实际上细胞中所有的化学反应都是由酶促进和调节的。

综上所述,无论是生物体的结构,还是每一种生命活动,都离不开蛋白质。

2.5.2 蛋白质仅由20种氨基酸组成

蛋白质是结构和功能都极为多种多样的分子,然而所有的蛋白质都仅由20种氨基酸组成。蛋白质之所以多种多样,只是由于氨基酸在分子中的组合和排列不同。氨基酸(amino acid)是含有氨基和羧基的化合物,其通式如下:



连接在α-C(中间的C)上的是4个基团:氨基(—NH_2)、羧基(—COOH)、—H和—R。在最简单的氨基酸甘氨酸(glycine)中,—R是—H,在所有其他的氨基酸中,—R是各式各样的基团。

这20种氨基酸的名称、结构和缩写见表2-3。从此表可以看出,这些氨基酸可以分为两大类:疏水的和亲水的。氨基酸的疏水性或亲水性决定于其中R基团的性质。例如亮氨酸(见表2-3),其R基团为—CH_2—$CH(CH_3)_2$,是非极性的,因此是疏水的。又如丝氨酸,其R上有一羟基,是极性的,因此是亲水的。

细胞将氨基酸连接起来的方式也是脱水合成。一个氨基酸的羧基与另一个氨基酸上的氨基脱水,如下式所示:

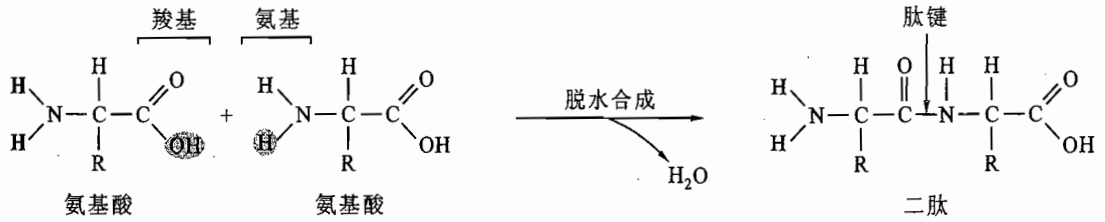
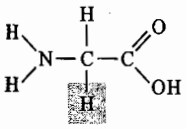
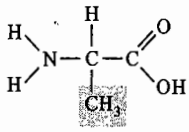
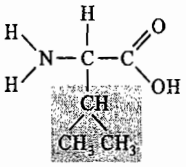
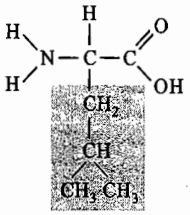
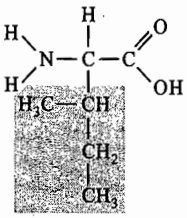
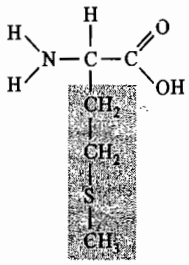
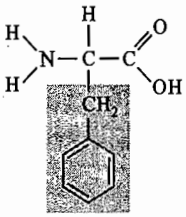
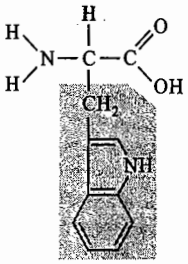
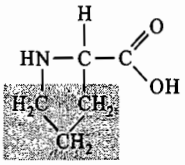
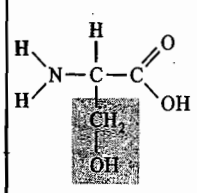
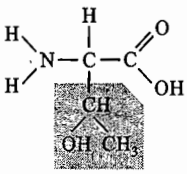
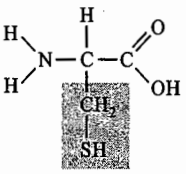
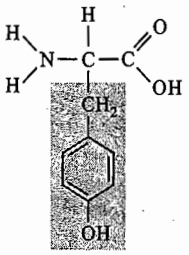
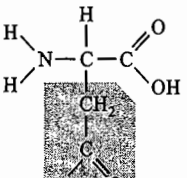
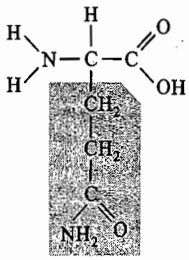
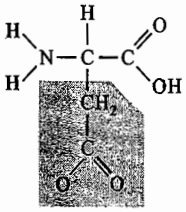
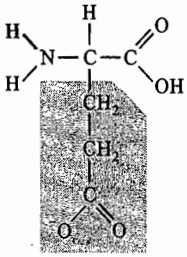
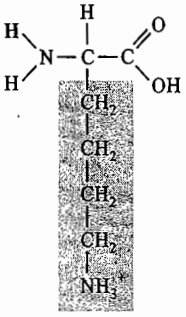
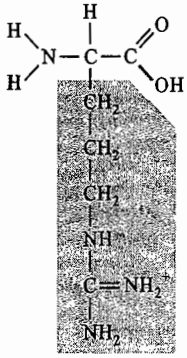
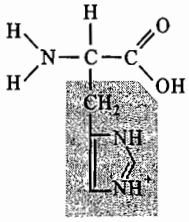


表 2-3 组成蛋白质的氨基酸

疏水					
	甘氨酸 (Gly,G)	丙氨酸 (Ala,A)	缬氨酸 (Val,V)	亮氨酸 (Leu,L)	异亮氨酸 (Ile,I)
疏水					
	甲硫氨酸 (Met,M)	苯丙氨酸 (Phe,F)	色氨酸 (Trp,W)	脯氨酸 (Pro,P)	
亲水					
	丝氨酸 (Ser,S)	苏氨酸 (Thr,T)	半胱氨酸 (Cys,C)	酪氨酸 (Tyr,Y)	天冬酰胺 (Asn,N)
					
	谷氨酰胺 (Gln,Q)				
	酸性		碱性		
亲水					
	天冬氨酸 (Asp,D)	谷氨酸 (Glu,E)	赖氨酸 (Lys,K)	精氨酸 (Arg,R)	组氨酸 (His,H)

每种氨基酸都有两种符号:3 字母的符号和 1 字母的符号。

一个氨基酸中的 C 与另一个氨基酸中的 N 形成一个新的键 C—N，称为肽键（peptide bond）。上列反应的产物是一个二肽（dipeptide）。更多的氨基酸以同样的方式一个一个地加上去，形成的产物就是多肽（polypeptide）。

多肽发生水解作用时，一个水分子加上去就破坏一个肽键，于是一个氨基酸被释放出来，剩下的是比原来的多肽少一个氨基酸的多肽。

多肽可以由数个单体（在多肽链中特称为氨基酸残基）至成千上万个单体组成。每一种多肽有其独特的氨基酸序列，并因而具有独特的三维形状。

2.5.3 蛋白质的结构决定其功能

一个蛋白质分子由一条或几条多肽链组成，多肽链则折叠成特有的形状。例如，溶菌酶（lysozyme），是存在于眼泪和白细胞中的酶，其功能是杀菌，因为它能溶解某些细菌的细胞壁。溶菌酶由一条多肽链组成，如图 2.11 所示。整个分子大致成球形，故称为球状蛋白质。大多数蛋白质都是球状蛋白质，也有些结构蛋白是丝状的，又细又长，例如，胶原蛋白（collagen）。胶原蛋白是哺乳动物的皮、骨、齿、腱中的蛋白质。

上面所说的球状或丝状仅仅是笼统的外形，并不是特有的形状。图 2.11 中溶菌酶的带状模型中有螺旋（coil）和扭曲（twist），这才代表该分子的具体的、专一的三维形状。决定其专一功能的正是这种形状。几乎所有的蛋白质分子要执行其专一的功能，都必须识别其他分子并与之结合。溶菌酶的功能是破坏细菌的细胞壁，首先它必须与细菌细胞表面的一种专一的分子（肽聚糖）相结合。它的具体形状就保证了它能够识别并结合靶分子。溶菌酶分子上面有一个缺口（图 2.11 中右下方），刚好放下那个靶分子。

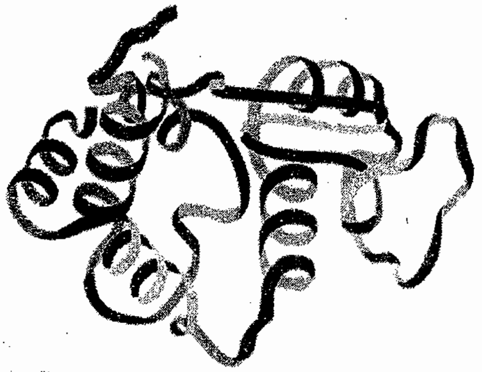


图 2.11 溶菌酶的带状模型（引自 Campbell 等，2000）

蛋白质的变性（denaturation）就是指多肽链松开，失去了其专一的三维形状，因而也就失去了其功能。例如煮鸡蛋，热使鸡蛋清变性，变成不透明的白色固体，也不溶于水了。这样的蛋清对发育中的鸡胚就毫无用处了。盐浓度的改变，pH 的改变都能使许多种蛋白质变性。

蛋白质分子的专一形状是由 4 个层次的结构决定的，这 4 个层次是一级、二级、三级和四级结构。前一级结构决定着下一级结构。图 2.12 代表的是运甲状腺素蛋白（transthyretin，TTR）的各级结构。TTR 是存在于血液中的一种蛋白质，其功能是运送甲状腺素和维生素 A。它是一种球状蛋白质，共由 4 条多肽链组成，每条多肽链都一样，由 127 个氨基酸残基组成。

多肽链中氨基酸的排列顺序就是 TTR 的一级结构（primary structure）。一级结构稍有变化，就会影响蛋白质的功能。例如血红蛋白中有一个氨基酸发生了变化，就会使得这种蛋白质不能运送氧，而造成严重的镰形细胞贫血症。

一级结构中部分肽链的卷曲或折叠产生二级结构（secondary structure）。卷曲所形成的二级结构称为 α 螺旋（α-helix），折叠所形成的二级结构称为折叠片（pleated sheet）。这两种二级结构的形成都是由于距离一定的—N—H 基团和—C═O 基团之间形成氢键。图 2.12b 中虚线所代表的氢键连接的都是一条多肽链中距离较远的两个氨基酸的 C═O 和 N—H。图中 α-C 上的 R 和 H 都未画出（亮氨酸除外）。三级结构（tertiary structure）表示的是一条多肽链的总的三维形状。三维形状一般都可以大致说是球状的或纤维状的。运甲状腺素蛋白呈球状，因为其中的 α 螺旋和几个折叠片紧密地排列着。这种具体的排列使得多肽链具有特定的形状，适于执行其功能。球状蛋白质的三级结构中既有螺旋区，又有折叠区。而纤维状蛋白质，例如，我们头发中的蛋白质，则几乎完全由 α 螺旋组成。三级结构的形成，主要是由于多肽链中 R 基团间的相互作用。许多水溶性的球状蛋白，例如，运甲状腺素蛋白，其肽链折叠的结果是使疏水基团埋在分子内部，而亲水基团暴露在分子外面，可以与水接触。除去疏水基团集中在一起外，某些极性的 R 基团之间形成的氢键和离子键也有助于三级结构的维持。

由两条或多条肽链组成的蛋白质，还有四级结构（quaternary structure）。组成这种蛋白质的各个多肽，称为亚基（subunit），四级结构是由各亚基之间形成的

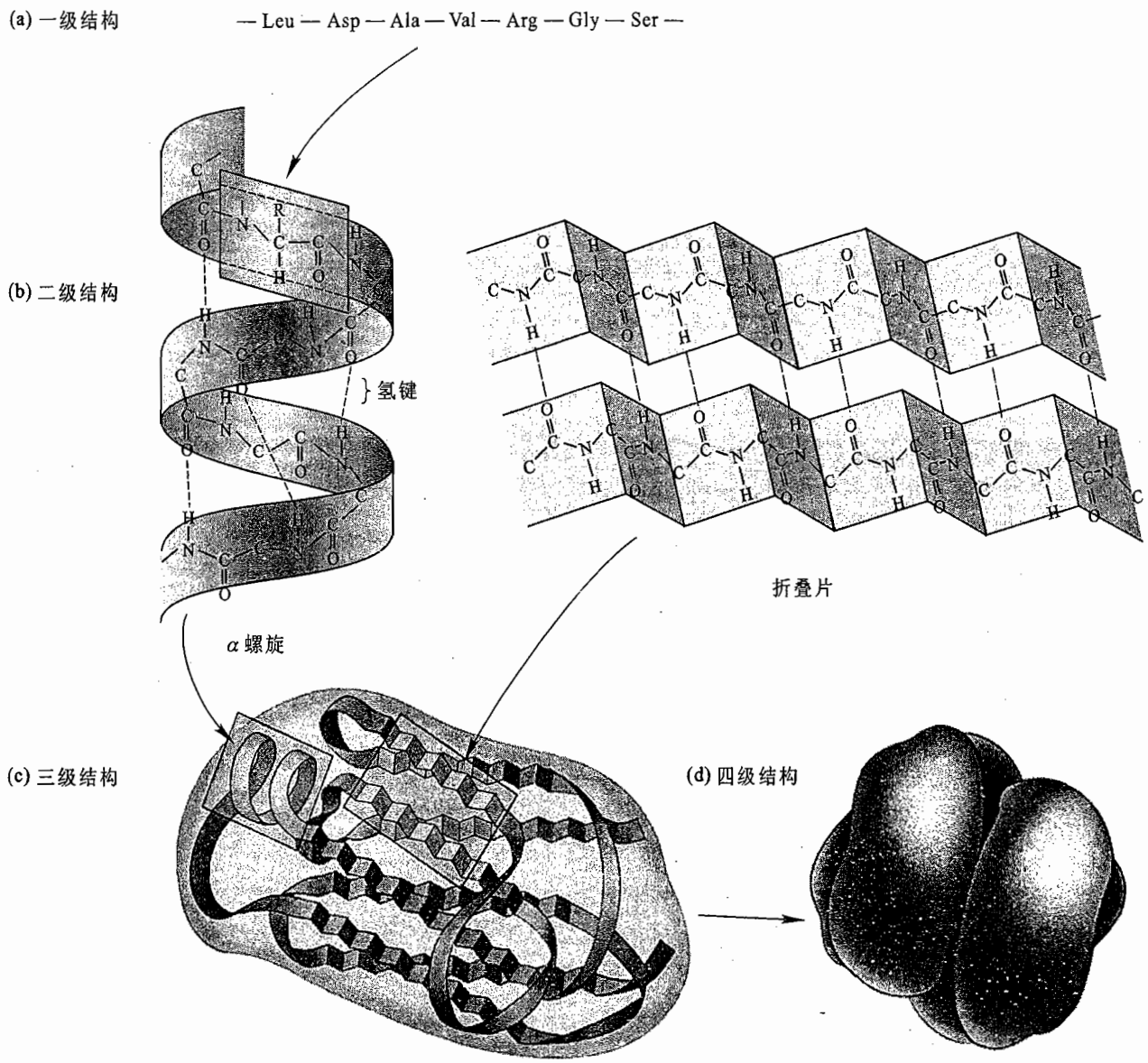


图 2.12 运甲状腺素蛋白的一、二、三、四级结构(引自 Campbell 等,2000)

键所维持的。图 2.12d 为运甲状腺素蛋白的整个分子,它由 4 个完全相同的亚基组成。许多蛋白质的亚基是不同的。例如,运输氧的血红蛋白(hemoglobin)就由两种亚基,每种各两个组成。

2.6 核酸

2.6.1 核酸由核苷酸组成

如前所述,蛋白质的构象由它的一级结构决定,那么,什么决定蛋白质的一级结构呢? 决定蛋白质一级结构的是基因(详见第 21 章)的组分 DNA,DNA 是核酸中的一类。

核酸(nucleic acid)也是多聚体。有两类核酸:脱氧核糖核酸(deoxyribonucleic acid,DNA)和核糖核酸(ribonucleic acid,RNA)。基因是 DNA 中特定的一段,这段 DNA 确定某种特定蛋白质的一级结构,所以 DNA 是通过蛋白质而控制细胞乃至整个生物体的。DNA 不是直接发号施令,而是通过 RNA 起作用的。关于 DNA 和 RNA 如何起作用,将在 21 章中讨论,这里只介绍核酸的化学。

DNA 和 RNA 都是多聚体,组成它们的单体是核苷酸(nucleotide),就像组成蛋白质的单体是氨基酸一样。核苷酸由 3 个部分组成(图 2.13)。第一部分是

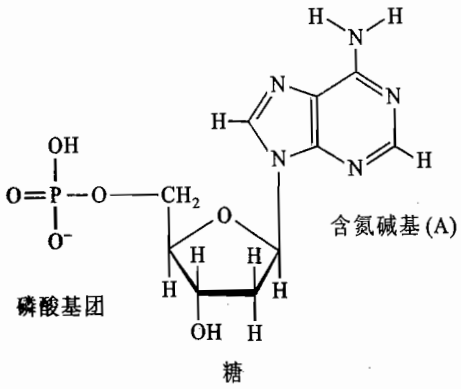


图 2.13 核苷酸

戊糖,DNA 中戊糖是脱氧核糖(deoxyribose)(图 2.13 中的戊糖是脱氧核糖);RNA 中的戊糖是核糖(ribose)(图 2.13)。第二部分是磷酸基团,连在戊糖的一端。连在戊糖的另一端是含氮碱基(nitrogenous base)。DNA 中的含氮碱基有 4 种,即腺嘌呤(adenine,A),胸腺嘧啶(thymine,T),胞嘧啶(cytosine,C)和鸟嘌呤(guanine,G)。RNA 中的也是 A,C 和 G,但 T 被尿嘧啶(uracil,U)所替代(图 2.14)。

多核苷酸也是通过脱水合成而由核苷酸形成的,像多肽由氨基酸形成一样。如图 2.15 所示。核苷酸中 3′C 上的羟基与下一个核苷酸中磷酸基团上的一个羟基脱水,便形成了一个新的磷酸二酯键,这样一个个地连下去便形成了多核苷酸,图 2.15 中形成的便是一段 DNA。将图 2.15 简化,便成了图 2.16 的样式。图 2.15 和图 2.16 都说明,脱水后一个核苷酸的磷酸基团与下一个单体的糖相连,其结果是在多核苷酸中形成了一个重复出现的糖-磷酸主链。

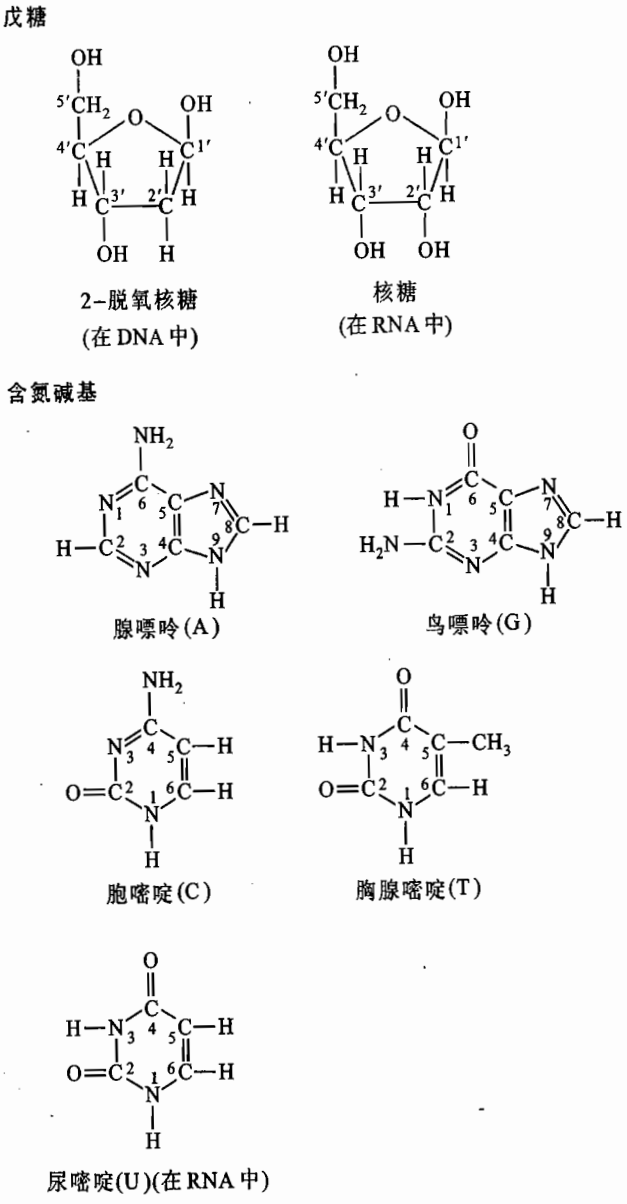


图 2.14 组成核酸的戊糖和含氮碱基

2.6.2 DNA双螺旋

1953 年沃森(James Watson,1928—)和克里克(Francis Crick,1916—2004)推断出 DNA 分子的双螺旋(double helix)结构。这是生物学史上最光辉的成就之一,因为它在分子层次上说明了基因的功能。沃森和克里克是在研究了 R. Franklin 和 M. Wilkins 所得出的 DNA X 射线衍射图谱后提出的模型,随后各项工作都证明这一模型是正确的。沃森和克里克以及 Wilkins 于 1962 年因此而获得了诺贝尔奖。不幸的是 Franklin 于 1958 年早逝,未获此殊荣。

DNA 双螺旋模型的特点如下(图 2.16):

(1) 多核苷酸链的两个螺旋围绕着一个共同的轴旋转,为右手螺旋。

(2) 多核苷酸链是通过磷酸和戊糖的 3′,5′碳相连而成的。因此,长链的两端是不同的,一端是与 3′碳相连的羟基(3′C—OH),另一端是与 5′碳相连的磷酸基团(5′C—PO_4)(图 2.15)。双螺旋的多核苷酸长链一条是从 3′到 5′,另一条方向相反,是从 5′到 3′(图 2.16)。

(3) 嘌呤碱和嘧淀碱在双螺旋内部,而磷酸根和核糖则在外部。碱基的平面与轴相垂直,糖的平面又与碱基的平面几乎相垂直。

(4) 螺旋的直径约为 2 nm,相邻碱基之间相距 0.34 nm 并沿轴旋转 36°。因此,整个旋转每隔 10 个碱基之后,即相距 3.4 nm 之后又转回原位置。

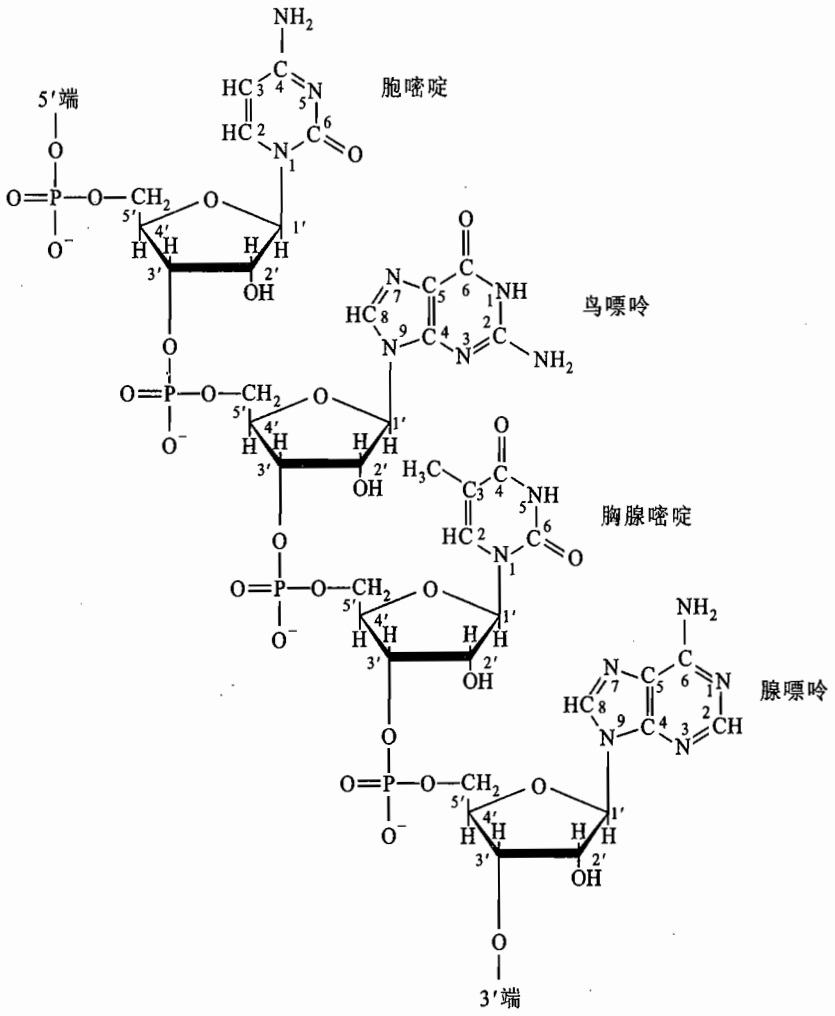


图 2.15 由脱氧核糖核苷酸形成多核苷酸(一段 DNA 分子)

(5) 两条链是由碱基对之间的氢键连在一起的,腺嘌呤(A)总是与胸腺嘧啶(T)配对,鸟嘌呤(G)总是与胞嘧啶(C)配对。A-T 之间有 2 个氢键,G-C 之间有 3 个氢键。

(6) 多核苷酸中碱基的序列不受任何限制。碱基对的准确序列携带着遗传信息。

碱基配对的专一性是 DNA 双螺旋中最重要的问题。沃森和克里克之所以断定 A 必须与 T 配对,G 必须与 C 配对,有两个根据:氢键的形成与空间的排列。双螺旋中两个碱基之间的距离是 10.8 Å,如果两个都是嘌呤碱,就放不下,而如果两个都是嘧啶碱,又有多余空间,只有一个嘌呤碱和一个嘧啶碱才正好合适。何况 A-T 之间又正好形成 2 个氢链,而 G-C 之间又正好形成 3 个氢链,所以 A-T 和 G-C 的碱基配对可以说是天衣无缝。

1950 年,Chargaff 曾研究许多不同物种的 DNA 中碱基的组成,发现 A 与 T 之比以及 G 与 C 之比总是接近于 1.0,沃森和克里克的模型正好说明了 Chargaff 的发现。

克里克和沃森在提出了 DNA 的双螺旋模型后,立即推出了 DNA 复制的机制,将在第 21 章讨论。

DNA 分子一般很长,有成千上万甚至数百万个碱基对。一个长的 DNA 分子中有许多个基因,每个基因则为专一的核苷酸序列,由数百或数千个核苷酸组成,这些基因存在于一个多核苷酸长链中。基因中核苷酸的专一序列就是一种信息,编码专一蛋白质的一级结构。

RNA 通常为单链,它在遗传信息流中的作用也将在 21 章中讨论。

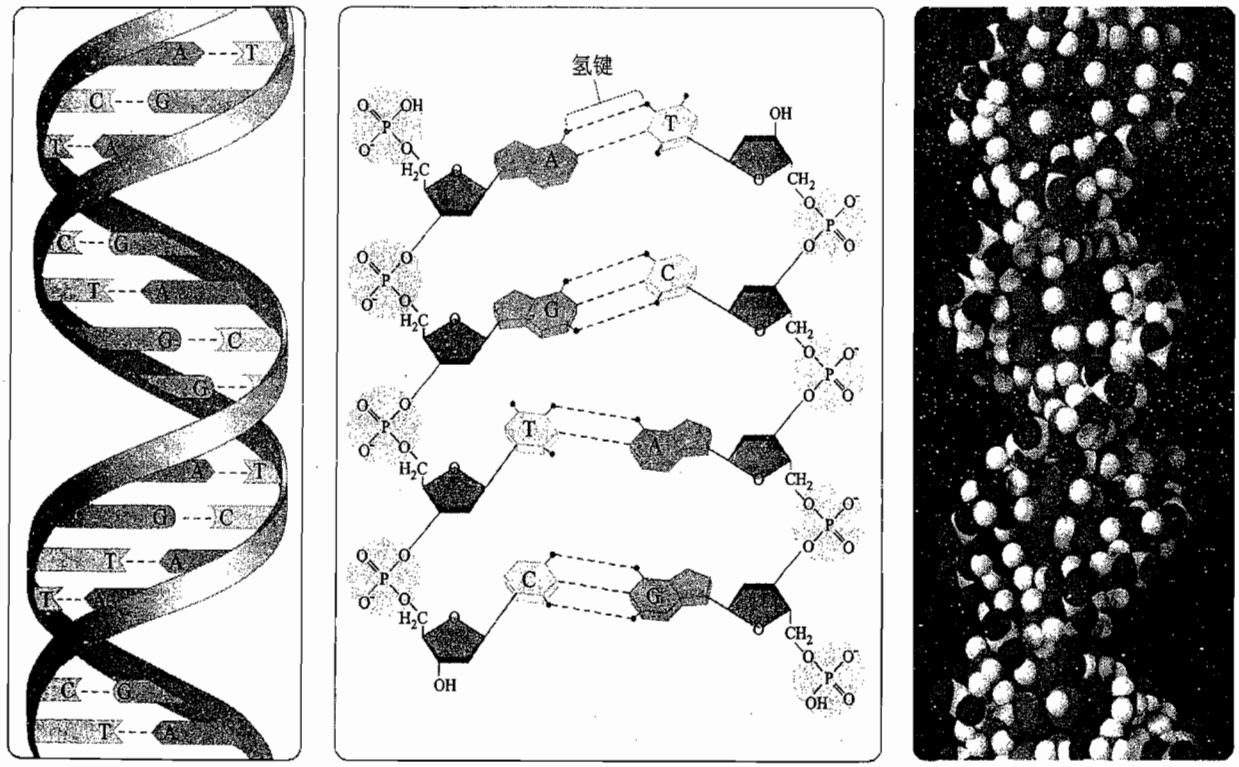


图 2.16 DNA 的三种表示法 (a) 该模型中,螺旋状长带表示糖-磷酸骨架,深色和浅色的碱基互补。(b) 侧重显示化学细节,图中显示氢键(用虚线表示),两条链排列的顺序相反,两条链上的糖基的方向彼此相反。(c) 为 DNA 双螺旋的计算机图像,每一原子均为球形,所得到的是空间填充模型(引自坎贝尔等,2006)

思考题

1. 动物是由于氧气(O_2)氧化糖($C_6H_{12}O_6$)产生 CO_2 和 H_2O 而获得能量。假设你想知道所产生的 CO_2 中的氧是来自于糖还是氧气,试设计一个用 ^{18}O 作为示踪原子的实验来回答你的问题。
2. 有人说:"不必担心工农业所产生的化学废料会污染环境,因为组成这些废料的原子本来就存在于我们周围的环境中。"你如何驳斥此种论调?
3. 兔子吃的草中有叶黄素,但叶黄素仅在兔子的脂肪中积累而不在肌肉中积累。发生这种选择性积累的原因在于这种色素的什么特性?
4. 牛能消化草,但人不能,这是因为牛胃中有一种特殊的微生物而人胃中没有。你认为这种微生物进行的是什么生化反应?如果用一种抗生素将牛胃中的所有微生物都消灭掉,牛会怎么样?
5. 有一种由 9 种氨基酸组成的多肽,用 3 种不同的酶将此多肽消化后,得到下列 5 个片段(N 代表多肽的氨基端):

   丙—亮—天冬—酪—缬—亮;

   酪—缬—亮;

   N—甘—脯—亮;

   天冬—酪—缬—亮;

   N—甘—脯—亮—丙—亮。

   试推测此多肽的一级结构。

3 细胞结构与细胞通讯

3.1 细胞的结构
3.2 真核细胞的结构
3.3 生物膜——流动镶嵌模型
3.4 细胞通讯

施莱登

施万

细胞是所有生物体的基本结构单位和功能单位。细胞一般很小，裸眼不能看到，只有用显微镜，特别是电子显微镜，才能揭示其微观世界。细胞虽小，但其结构之精细复杂，动作之灵巧机便，实在是无与伦比。人造的任何机械，比如说有数百万个部件的喷气式飞机，其复杂与灵巧的程度仍不能与细胞相比。我们对于细胞的显微结构，虽了解很多，但若从分子层次来看，仍有许多问题有待回答。

一般生物由亿万个细胞组成，细胞与细胞之间，在物质与能量的交换和信息的交流方面都有许多微妙和复杂的关系。

3.1 细胞的结构

3.1.1 显微镜揭示了细胞的微观世界

17世纪发明了显微镜，弥补了人眼之不足，科学家们才逐步发现了细胞，并提出了细胞学说。人眼的分辨力(resolving power，或称分辨率)只有0.1mm，也就是说，如果两条平行线之间的距离小于0.1mm，人的眼就把它们看成一条线了，光学显微镜(light microscope)的分辨力可达到200nm($1nm = 10^{-9}m$)，为人眼分辨力的500倍。利用光学显微镜，科学家才打开了微观领域的大门，研究了细胞的结构。

第一个用复式显微镜观察软木切片的是英国物理学家胡克(Robert Hooke，1635—1703)，他于1665年发现软木是由许多微小的蜂房状空腔组成的，他将这种空腔命名为细胞(cell，原意为小室)。后来德国植物学家施莱登(Mathias Jacob Schleidem，1804—1881)于1838年根据他多年在显微镜下观察植物组织的结果，提出细胞是任何植物体组

织结构的基本单位;低等植物可能只是单个细胞,高等植物由许多细胞构成(那时生物学家将生物分为动、植物两界)。德国动物学家施万(Theodor Schwann,1810—1882)通过对动物组织的观察,接受了施莱登的看法,于1839年提出组成动物组织的基本单位也是细胞。这就形成了细胞学说,即所有的动物和植物都是由细胞构成的。后来,细胞学说又得到了进一步的发展,明确了细胞只能由业已存在的细胞经分裂而产生。

光学显微镜受照明用光的波长的限制,分辨力不可能再提高了。所以在光学显微镜下,细菌以及细胞中的细胞器,例如线粒体,只不过是一个小杆或小颗粒,其中的结构不可能看清。电子显微镜(electron microscope,EM)的发明又开辟了细胞研究的新领域。电子显微镜是用加速的电子束代替可见光线来"照明"的,其分辨力比光学显微镜提高了许多倍。现在最好的电子显微镜的分辨力已达到0.2nm(氢原子的直径为0.106nm)。各种电镜技术进一步揭示了细胞的微观领域,看见了在光镜下看不到的许多结构,直至看到了一些分子。

电镜有两种类型,一种是透射电镜(transmission EM,TEM),一种是扫描电镜(scanning EM,SEM)。TEM用于研究样本内部的超微结构(ultrastructure),SEM则用于观察样本表面的细微结构。

电镜观察的样本都是经过加工的样本,用电镜不能观察活的样本。

3.1.2 分级分离技术可用于研究活的样本

细胞的分级分离(fractionation)是将细胞破碎,将其中的各种细胞器分开,从而可以分别研究它们的功能。最有效的仪器是超速离心机(ultracentrifuge),其旋转速度可达到每分钟130 000次(130 000 r/min),超速离心机旋转时所产生离心力的大小通常以重力加速度g的倍数表示。上述130 000 r/min所产生的离心力为g的一百万倍(1 000 000×g)。

这里要顺便提到沉降系数(sedimentation coefficient)的S单位。S表示的是大分子或颗粒在超速离心时的沉降行为,其大小与颗粒的密度、形状、沉降介质的密度均有关。$S=10^{-13}$ s。蛋白质分子的S大都为1~20S,核酸的S更大,例如RNA就有16S RNA,25S RNA等。沉降系数越大,分子或颗粒就越大。

分级分离的第一步是匀浆化,即将细胞(组织)打碎,然后在低温下离心,随着离心速度的增加,越来越小的颗粒就会沉淀下来。例如在800×g下离心10 min,得到的沉淀中主要是细胞核和细胞碎片;在20 000×g下离心15 min,得到的是"微粒体(microsome)",即质膜和细胞的内膜;在150 000×g下离心3 h,得到的是核糖体。此时留在上面的上清液则是细胞溶胶(cytosol)。

细胞溶胶就是细胞质中除细胞器和细胞骨架以外的液体部分。细胞溶胶含有丰富的蛋白质,细胞中25%~50%的蛋白质都存在于细胞溶胶之中。细胞溶胶含有多种酶,是细胞中许多代谢活动的场所。

利用分级分离技术,可以制备比较大量的各种细胞器的制剂,以便仔细研究其功能。

3.1.3 细胞的概貌

支原体(mycoplasma)是最小的细胞,直径只有100nm,鸟类的卵细胞最大,是肉眼可见的细胞,鸵鸟蛋的蛋黄大概是目前世界上最大的动物细胞(鸡蛋的蛋黄也是一个细胞)。棉花和麻的纤维都是单个细胞,棉花纤维可长达3~4cm,麻纤维甚至可长达10cm。成熟的西瓜瓤和番茄的果实内有亮晶晶的颗粒状果肉,用放大镜可以看到,它们都是圆粒状的细胞。细胞的大小与其功能是相适应的。例如,神经细胞的细胞体,直径不过0.1mm,但从细胞体伸出的神经纤维可长达1m以上,这和神经的传导功能是一致的。鸟卵之所以大,是由于细胞中积存有大量营养物质。鸟类是卵生的,卵细胞积存大量卵黄才能满足胚胎发育之需。

一般说来,多细胞生物体积的增加不是由于细胞体积的增大,而是由于细胞数目的增多,参天大树和矮小灌木的细胞,在大小上并无显著差异;鲸的细胞也不一定比蚂蚁的细胞大。细胞的体积受到大自然规律的限制,最小的细胞必须能装下维持生命和繁殖所必需的DNA、蛋白质和内部结构元件。最大的细胞必须有足够的表面积,以便从环境中获得足够的营养物质和排出废物。大细胞的表面积比小细胞的大,但是大细胞的表面积与体积之比却比小细胞的小,细胞靠表面接受外界信息和与外界交换物质,相对面积太小,这些任务就难以完成(图3.1和图3.2)。

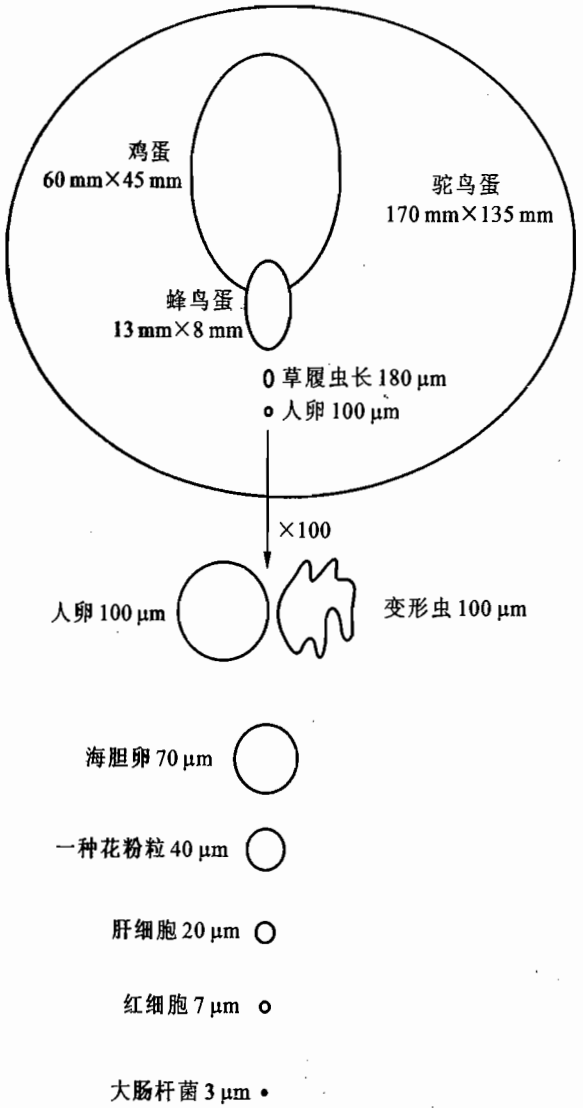


图 3.1 细胞大小示意图

单细胞生物,如衣藻、草履虫,全身只是一个细胞。一般说来,多细胞生物的细胞数目与其体积成正比。因此,根据生物体或其某一器官的体积以及组成它们的细胞的体积,就可以估算出该生物体或器官的细胞数目。按照这一方法计算,新生婴儿的细胞数约为 2×10^{12},而成人的细胞数约为 10^{14}。

3.1.4 两类细胞:原核细胞和真核细胞

在第 1 章中已经讲过,地球上生物的细胞分为两大类:原核细胞(prokayotic cell)和真核细胞(eukaryotic cell)。细菌的细胞为原核细胞;其他生物,即原生生物、真菌、植物和动物的细胞都是真核细胞。

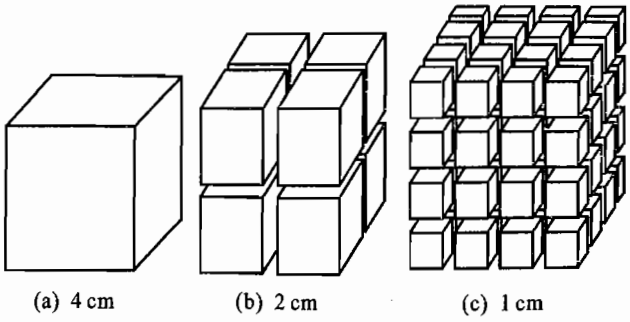


图 3.2 体积与面积的关系 (a) 表面积为 96 cm^2,体积为 64 cm^3,表面积:体积为 1.5:1。(b) 表面积为 192 cm^2,体积为 64 cm^3,表面积:体积为 3:1。(c) 表面积为 384 cm^2,体积为 64 cm^3,表面积:体积为6:1

原核细胞在地球上出现最早,第一个原核细胞约在 35 亿年前出现。第一个真核细胞则大约 17 亿年前出现。原核细胞非常小,大多数细菌的直径为 2~8μm,约为典型真核细胞的十分之一,只有用电子显微镜才能看见其内部结构。

图 3.3 为原核细胞的模式图。原核细胞没有膜包被的细胞核,只有一个拟核区(nucleoid region),其染色体为环形的 DNA 分子。这些分子卷曲在拟核区内。一个原核细胞至少有一个拟核区,有时有两个甚至多个拟核区。细胞质中有许多核糖体,氨基酸在其中按照 DNA 的指令合成为蛋白质。原核细胞的细胞质中没有其他由膜包被起来的细胞器。原核细胞太小,结构简单,不需要细胞骨架。

和真核细胞一样,原核细胞也有质膜(plasma membrane),它控制着物质进出细胞的转运。质膜上有许多种蛋白质,它们或是外界信号的受体,或是与代谢(如细胞呼吸或光合作用)有关的蛋白质。

大多数细菌的质膜外面又围绕着比较坚固的细胞壁,保护着细胞并有助于维持其形状。某些原核细胞外面还有一个黏稠的外套称为荚膜(capsule),围绕着细胞壁,进一步保护着细胞。荚膜还有助于细菌附着在一些物体的表面上。某些细菌表面有突出物,短的称为菌毛(pilus,复 pili),长的称为鞭毛(flagellum,复 flagellae)。菌毛的作用是帮助细菌附着在一些物体的表面上,鞭毛的作用是推动细菌在液体环境中前进。

关于原核细胞,第 28 章中将进一步讨论,本章下面将重点讨论真核细胞。

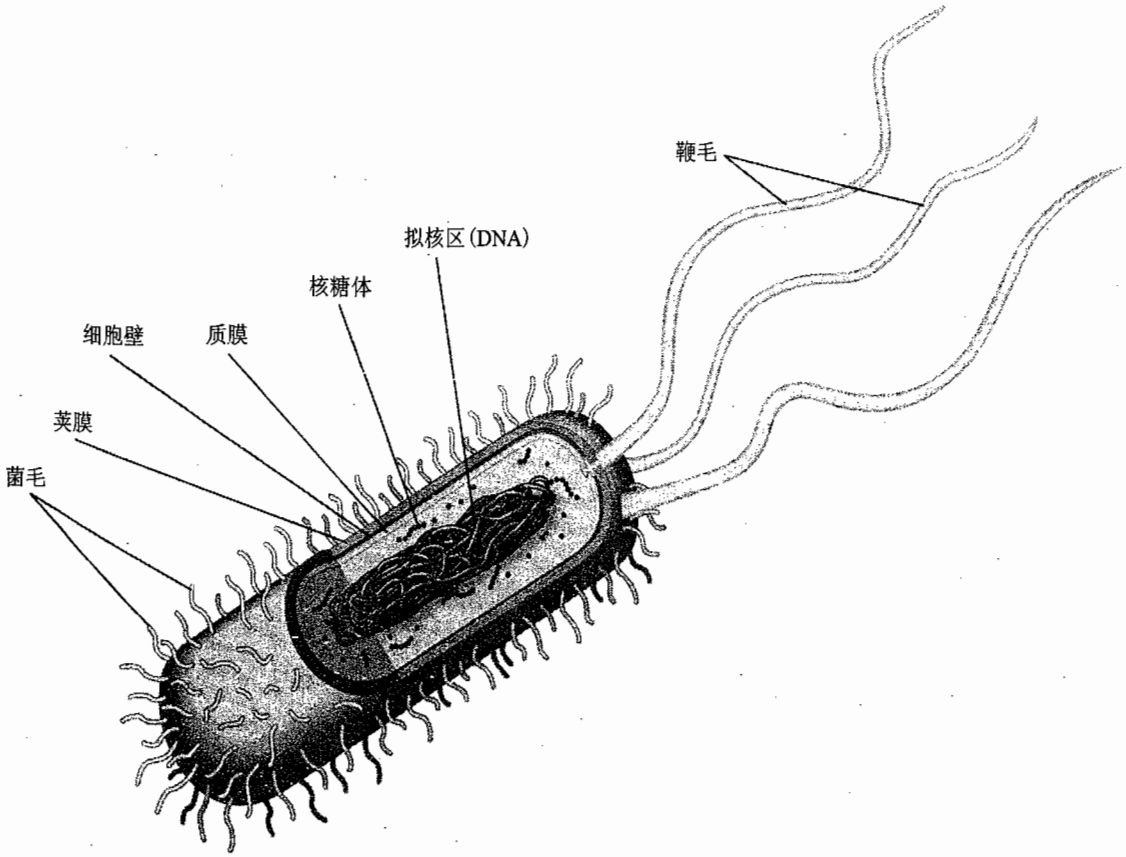


图 3.3 原核细胞的模式图(说明见正文)(引自坎贝尔等,2006)

3.2 真核细胞的结构

图 3.4 为动物细胞和植物细胞的模式图。这两类细胞的共同特点是都有质膜和细胞核,质膜是细胞质(cytoplasm)的最外层,细胞质的定义是除细胞核以外的所有部分。细胞质中有细胞溶胶,这是一种透明、黏稠并且可能是高度有序并且处于动态平衡的物质,细胞溶胶中有各种细胞器和细胞骨架。

3.2.1 细胞核是真核细胞的控制中心

一切真核细胞都有完整的细胞核(nucleus)(图3.5)。哺乳动物血液中的红细胞和维管植物的筛管细胞中没有细胞核,其实它们最初也是有细胞核的,后来在发育过程中消失了。有些细胞有多个核,大多数细胞只有一个核。

细胞核是细胞的控制中心,在细胞的代谢、生长和分化中起着重要作用。有人用变形虫做实验,去掉核的变形虫虽然还能活几天,但不能取食,也不能生长,终于死亡。遗传物质主要位于核中。

细胞核包括核被膜、染色质核仁和核基质等部分。

1. 核被膜

核被膜(nuclear envelope)包在核的外面,结构很复杂(图 3.5)。核被膜由两层膜组成,每层厚约 7 ~ 8nm。内外两层膜之间为宽约 10 ~ 50nm 的核周腔(perinuclear space)。在多种细胞中,外膜延伸而与细胞质中糙面内质网相连,外膜上有许多核糖体颗粒。因而可知,外膜实际上是围绕核的内质网部分。

核被膜的内面有由纤维状蛋白组成的核纤层(nuclear lamina),其厚度因不同的细胞而异。组成核纤层的纤维状蛋白为核纤层蛋白(lamin)。

核被膜上有小孔,称为核孔(muclear pore),直径约 50 ~ 100nm,数目不定,一般有几千个。大的细胞,如两栖类的卵母细胞,核孔数可达百万。核孔构造复杂,由 30 ~ 50 种蛋白质组成,并与核纤层紧密结合,成为核孔复合体(muclear pore complex)。组成核孔复合体的蛋白质统称为核孔蛋白(nucleoporin)。

核孔复合体在核内外的物质转运中起重要作用。蛋白质分子都是在细胞质中的核糖体上合成的,这些蛋

白质包括合成 DNA 和 RNA 所需的聚合酶以及染色体中的组蛋白和核糖体蛋白等。它们都必须自细胞质运入细胞核。核内生成的各种 RNA 以及组装好的核糖体亚基等大分子又必须从细胞核内运到细胞质中。所有这些大分子都是通过核孔复合体进出细胞核的。现在已经确定,有一个蛋白质家族是负责使大分子穿行核膜的,输入蛋白(importin)将大分子从细胞质运入核内,输出蛋白(exportin)则将大分子从细胞核中运至核外。大分子出入细胞核不是简单的扩散,而是有专一性的。大分子依据自身的核定位信号和与核孔复合体中专一受体蛋白结合而实现"主动转运"(参看第 4 章)。

2. 染色质

利用固定和染色技术,如用苏木精染色,可在光学显微镜下看到细胞核中许多或粗或细的长丝交织成网,网上有较粗大、染色更深的团块。这些就是染色质(chromatin)。细丝状的部分称常染色质(euchromatin),较大的染色更深的团块是异染色质(heterochromatin)。异染色质常附着在核被膜内面。

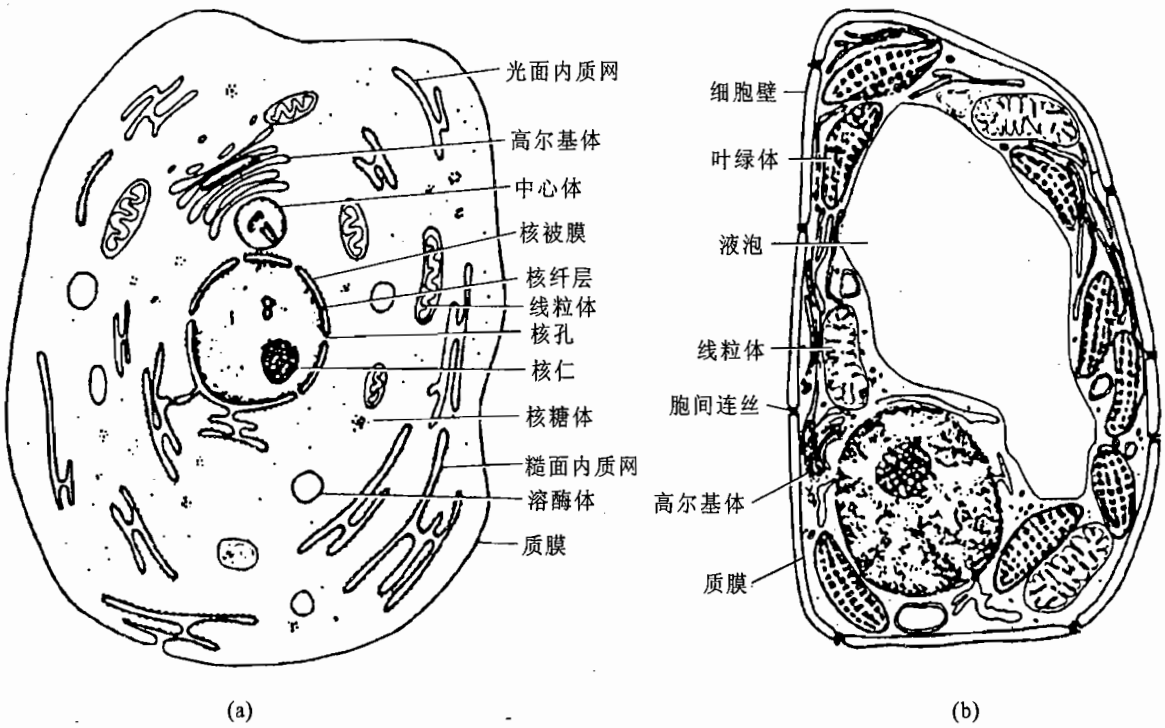


图 3.4 动物细胞(a)和植物细胞(b)的模式图

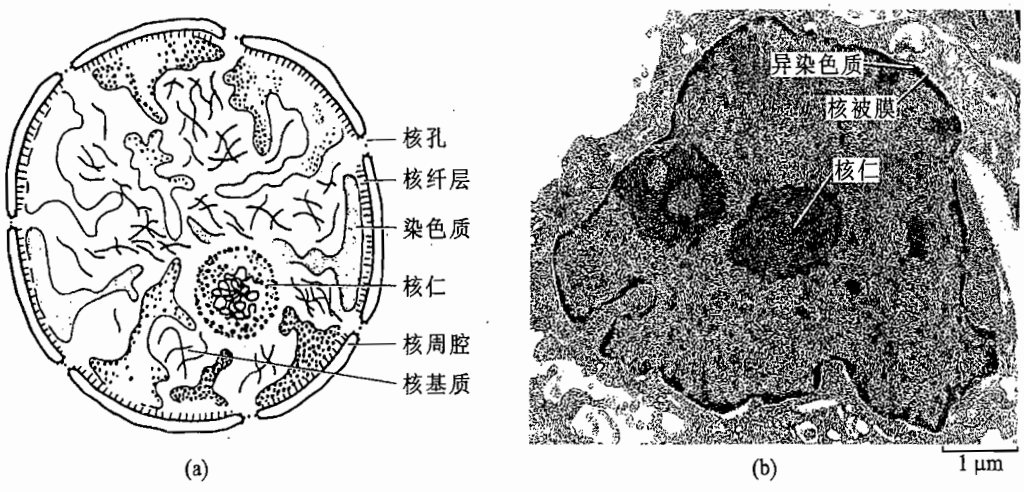


图 3.5 细胞核模式图(a)和 HeLa 细胞核的电镜照片(b)(引自 Karp,2004)

真核细胞染色质的主要成分是 DNA 和组蛋白，也有少量 RNA 和非组蛋白。常染色质是 DNA 长链分子展开的部分，染色较淡。异染色质是 DNA 长链分子紧缩盘绕的部分，所以显现为较大的、染色较深的团块。

同一生物体的各种细胞，虽然形态和功能各有不同，但其 DNA 的含量基本上是一样的，如表 3-1 所示。

表 3-1 几种生物单倍体细胞中的 DNA 含量

细胞类型	DNA 分子碱基对数	基因数	染色体数（单倍体）
大肠杆菌	4.6×10^6	4.3×10^3	1
酿酒酵母	1.2×10^7	6.3×10^3	17
果蝇	1.4×10^8	1.4×10^4	4
人	3.2×10^9	3.0×10^4	23

染色质中的蛋白质分组蛋白（histone）和非组蛋白（nonhistone）两大类。组蛋白富含赖氨酸和精氨酸，因此是碱性蛋白质。它们能与带负电荷的 DNA（DNA 上有磷酸基团）结合。组蛋白分为 H1，H2A，H2B，H3 和 H4 共 5 种，它们由不同的基因编码。非组蛋白种类很多，一些有关 DNA 复制和转录有关的蛋白质都属于非组蛋白。

用实验手段将细胞核涨破，使其中染色质流出并铺开，在电子显微镜下可以看到染色质是串珠状的细丝样（图 3.6）。这些小珠称为核小体（nucleosome），其直径约为 10nm。核小体之间以直径为 1.5～2.5nm 的细丝相连。核小体的核心部分由 8 个或 4 对组蛋白分子构成（H2A，H2B，H3 和 H4 各 2 个分子），DNA 分子的长链围绕在此核心的外围（图 3.6 b）。组蛋白 H1 在核小体核心部分外侧与 DNA 结合，起稳定核小体的作用。各核小体之间也是由这同一 DNA 分子连接起来。连接核小体的 DNA 即称为连接 DNA（linker DNA）。一个核小体上的 DNA 加上一段连接 DNA 共有 146 个碱基对，构成染色质丝的一个单位。近年来对核小体进行的 X 射线结晶学分析证明上述关于结构的描述基本正确。

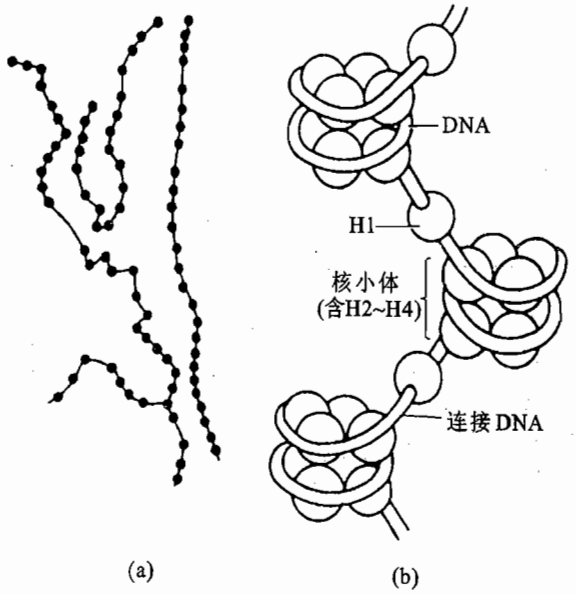


图 3.6 核小体 （a）根据电镜观察结果而绘制的高度伸展的染色质示意图。（b）核小体结构示意图

细胞分裂时，染色质进一步浓缩而成为光学显微镜下可看见的染色体（chromosome）。在间期细胞中染色质一般都不形成这样粗大的染色体。

3. 核仁

核仁（nucleolus）是细胞核中球形或椭球形结构（见图 3.4，3.5）。将碘液滴到新鲜洋葱鳞茎表皮细胞上，可看见细胞核染成红褐色，而核仁染得更深，显示得很清楚。一般细胞的核仁数目为 1～2 个。细胞分裂时，核仁消失，分裂完成后，2 个子细胞中分别产生新的核仁。核仁富含蛋白质和 RNA 分子。细胞质中有许多颗粒状核糖体，其中的 RNA（核糖体 RNA，rRNA）即来自核仁。

核仁是产生核糖体的细胞器。编码 rRNA 的 DNA 称为 rDNA。rDNA 一般成簇分布在不同的染色体上，这些含 rDNA 的区域即称为核仁组织者（nucleolus organizer）。人的核仁组织者位于 10 个（5 对）染色体的一端，所以新产生的核仁可多达 10 个，但很小，很快就融合成 1～2 个大的核仁。

4. 核基质

将分离的细胞核进行生化处理，除去脂质和几乎所有的组蛋白和非组蛋白后，再用 DNA 酶降解 DNA，而后得到的是由含蛋白质的细纤维组成的网架结构。这种不溶的纤维网架结构称为核基质（nuclear matrix）。

核基质不仅可作为骨架维持细胞核的形态，还可以固定许多与细胞核活动有关的装置。例如，用放射性标记方法发现，几乎所有新合成的核酸都与核基质纤维连接。

以前认为核基质是富含蛋白质的透明液体，现在知道这种认识不对。细胞核中的透明物质称为核质（nucleoplasm）。

3.2.2 内质网与核糖体

真核细胞中的内膜系统(endomembrane system)与许多细胞器(organelle)相关连,它们或是直接连在一起,或是通过形成小的囊泡(vesicle)而相关。即内膜的一个片段形成小"囊泡",小囊泡再形成某种细胞器。虽然许多种细胞器是内膜系统的一部分,但这些膜却在结构上和功能上各有不同。而且膜的厚度、分子组成和代谢功能也不是固定不变的,在膜存在的时间内这些都可能发生变化。内膜系统包括核被膜(细胞核就是最大的细胞器)、内质网、高尔基体、溶酶体、液泡、质膜等(图 3.7)。质膜虽然不应该算是细胞的内膜,但它与内质网和其他内膜却有着密切的联系。下面先讨论内质网和核糖体。

内质网(endoplasmic reticulum,ER)是由膜组成的网,在许多真核细胞中,ER 占全部膜的一半以上。ER 由膜形成的小管与小囊状的潴泡(cisterna)组成,ER 膜把这些潴泡与细胞溶胶分隔开。由于核被膜与 ER 膜相连,所以两层核被膜之间的空隙与 ER 潴泡之间的空隙是相连通的。

ER 有两个区域,它们互相连通,但结构上和功能上却不同。一个是光面内质网(smooth ER,sER),一个是糙面内质网(rough ER,rER)。糙面 ER 的细胞质的一面上有核糖体,故电镜照片显得粗糙,光面 ER 上无核糖体。

核糖体(ribosome)是由 rRNA(核糖体 RNA)和蛋白质组成的颗粒,是进行蛋白质合成的细胞器。每个核糖体均由大、小 2 个亚基组成。蛋白质合成速率高的细胞中,核糖体特别多。例如,人的胰腺细胞中就有几百万个核糖体。蛋白质合成活跃的细胞中核仁也特别大(核仁和核糖体都是没有膜包被的细胞器)。

核糖体在细胞中有两种存在形式,一种是悬浮于细胞溶胶中,另一种是连在内质网膜或核被膜上。游离核糖体合成的蛋白质就在细胞溶胶中起作用,例如催化糖酵解的蛋白质(见第 4 章)就是如此。结合的核糖体所合成的蛋白质一般要运到指定的地点起作用,例如在某种细胞器(如溶酶体,见下文)中起作用,或是用于向细胞外输出即分泌到细胞外。特别负责蛋

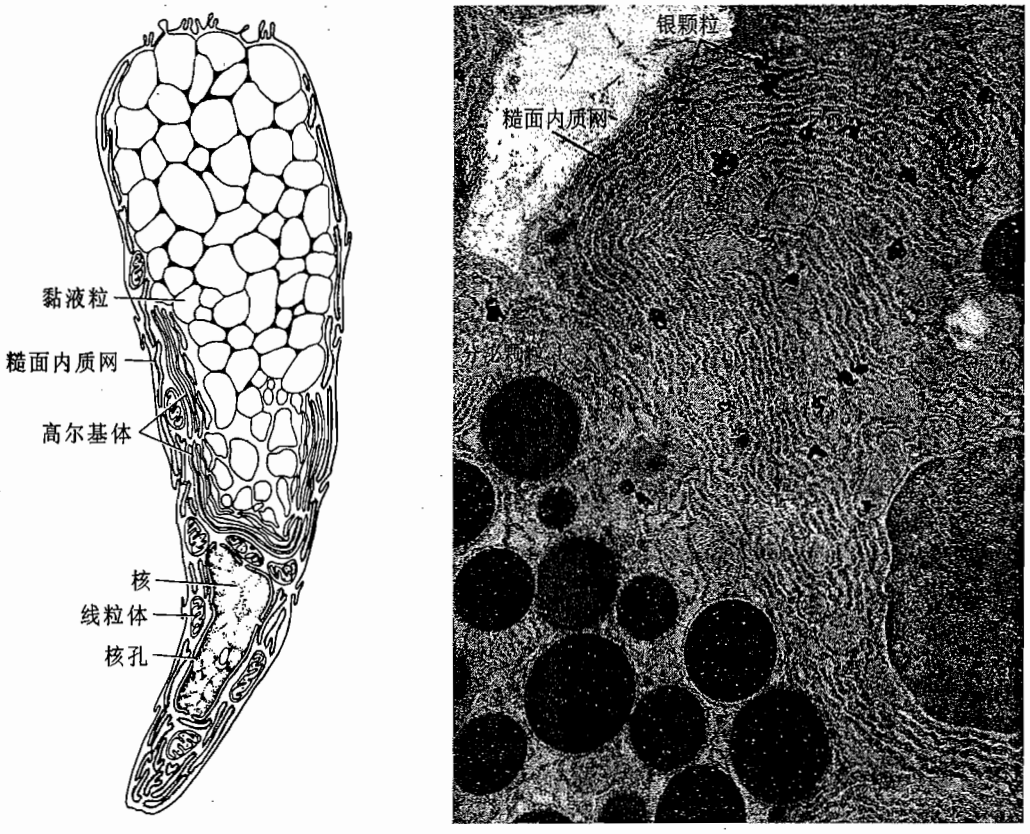


图 3.7 内质网和高尔基体 (a) 鼠结肠分泌细胞。(b) 胰腺细胞(引自 Karp,2005)

白质分泌的细胞，例如胰腺细胞或其他分泌消化酶的细胞，其中结合的核糖体比例就较高。结合态和游离态的核糖体在结构上是完全一样的，二者的作用可以相互转换。关于核糖体如何合成蛋白质，将在第 21 章中讨论。

光面内质网 在各种不同的细胞中起着各种各样的作用，例如合成脂质、糖类的代谢、药物或毒物的解毒等。

光面内质网所合成的脂质包括脂肪、磷脂和固醇类。动物细胞的光面内质网所合成的固醇类有脊椎动物的性激素和肾上腺所分泌的各种固醇类激素。这些激素的合成作用活跃的细胞（例如睾丸或卵巢细胞）中，光面内质网就特别多。

肝细胞是其中的光面内质网在糖类代谢中起重要作用的例子。肝细胞以糖原的形式贮存糖类。糖原的水解使得葡萄糖从肝细胞中输出，从而增加血液中的葡萄糖。不过，糖原水解的第一个产物是糖磷酸酯，这种形式的糖不能被运出肝细胞并进入血液。肝细胞的光面内质网膜中有一种酶，它能将糖磷酸酯中的磷酸根去掉，从而使葡萄糖能够进入血液。

光面 ER 中的酶在肝细胞的解毒方面有特殊作用。解毒通常是使药物带上羟基，增加其水溶性，使之易于从体内排出。苯巴比妥和其他巴比妥类的镇静剂类药物就是在肝细胞内被光面 ER 以这种方式被代谢的。事实上，巴比妥类药物、酒精以及许多其他药物都会使光面 ER 及其中起解毒作用的酶类增多。这又增加了对药物的耐受性，即需要更高的剂量才能达到特定的效果，比如镇静作用。而且，由于有些解毒的酶有比较广泛的作用，反应于一种药物的光面 ER 的增生会增加对其他药物的耐受。比如，滥用巴比妥类会降低某些抗生素和其他药物的疗效。

肌肉细胞中的光面 ER 还有另一种特殊的功能。ER 膜将钙离子从细胞溶胶泵入潴泡中。当神经冲动刺激肌肉细胞时，钙离子就穿过 ER 膜而回到细胞溶胶中，引发肌肉细胞的收缩。

糙面内质网合成分泌蛋白并产生膜。有许多类型的细胞分泌由连在糙面 ER 上的核糖体合成的蛋白质，例如，胰腺中的某些细胞就向血流中分泌胰岛素这种蛋白质。当多肽链在结合的核糖体上生长时，它就通过 rER 膜中的一种蛋白质所形成的小孔而进入潴泡并在其中折叠成天然的构象。大多数分泌蛋白是糖蛋白（glycoprotein），即与糖类共价连接的蛋白质。连在糖蛋白上的糖常是寡糖。

分泌蛋白一旦形成，它就离开 ER 并被包裹在小泡中，这些小泡就会像气泡一样离开 ER 的特化的区域。这种从细胞的一处向另一处转移的小泡称为转运小泡（transport vesicle），其命运见下文。

糙面内质网还是制造膜的工厂。它把蛋白质和磷脂加到一起就地生长。当多肽从核糖体上长出时，它们就被插入膜中并被它的疏水部分固定起来。糙面内质网也制造它本身的膜磷脂；rER 膜中的酶将细胞溶胶中的前体组装成磷脂。于是 ER 膜膨大并以转运小泡的形式转变成内膜系统的新组分。

3.2.3 高尔基体合成、分拣并将产物运出细胞

上述转运小泡离开 rER 后，便到达高尔基体（Golgi apparatus），这是意大利人高尔基（Camillo Golgi）于 1898 年首先观察到的神经细胞中的细胞器。除红细胞外，几乎所有生物细胞中都有这种细胞器（图 3.7，图 3.8）。我们可以把高尔基体看做是细胞中蛋白质的加工、贮存、分拣和转运的中心。ER 的产物在此被加工和存贮然后分送到各自的目的地。毫不奇怪，在起分泌作用的细胞中高尔基体特别发达。典型的高尔基体在电镜照片上由一摞扁平的小囊和小泡组成。每一个扁平小囊常称为一个潴泡（cisterna）。

一摞潴泡，即一个高尔基体是有“极性”的。极性两侧的潴泡，它们的膜在厚度上和成分上都有所不同。通常靠近细胞核一侧的潴泡弯曲成凸面，称为顺面（cisface），或“接受侧”，面向质膜的一侧常呈凹面，称为反面（transface），或“外运侧”（图 3.9）。“接受侧”转运小泡将物质从 ER 运到高尔基体。这些物质在高尔基体中可能再被精加工，然后到达“外运侧”并暂时贮存在那里。最后由外运侧形成分泌泡，分送到细胞的质膜上。蛋白质和磷脂在高尔基体中被转运时，可能被修饰。例如，糖蛋白中的寡糖部分可能被修饰。所以，高尔基体中可能进行 ER 产物的最后加工。

高尔基体还具有合成多糖的功能。细胞分泌的多糖，许多都是高尔基体的产物，包括植物的果胶物质和其他非纤维素的多糖。

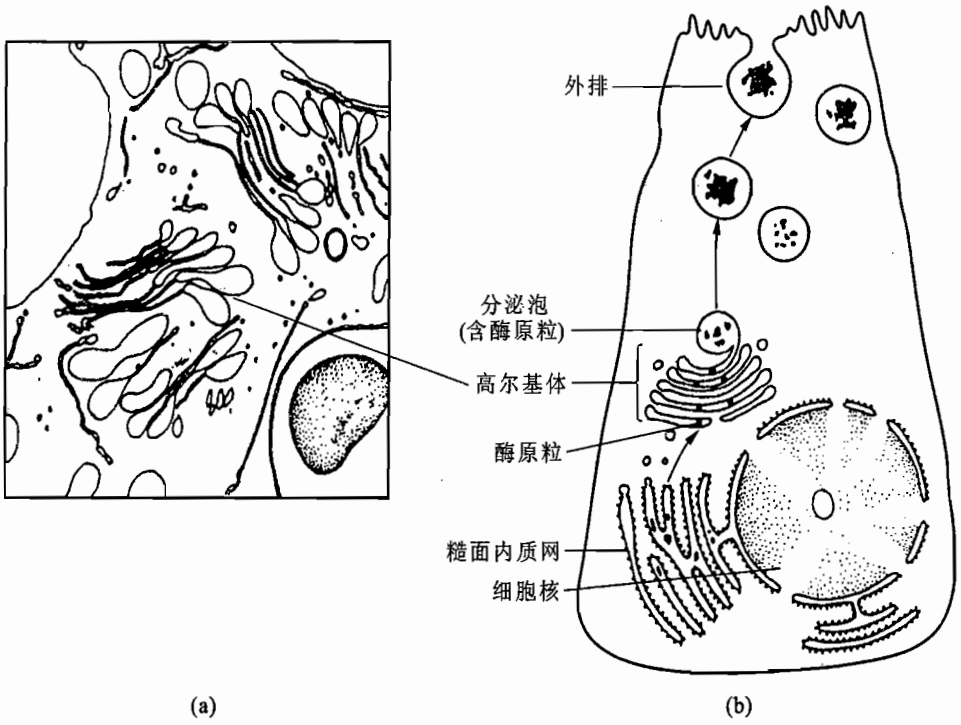


图 3.8 高尔基体 (a) 玉米根冠细胞中的高尔基体。(b) 动物细胞中的高尔基体

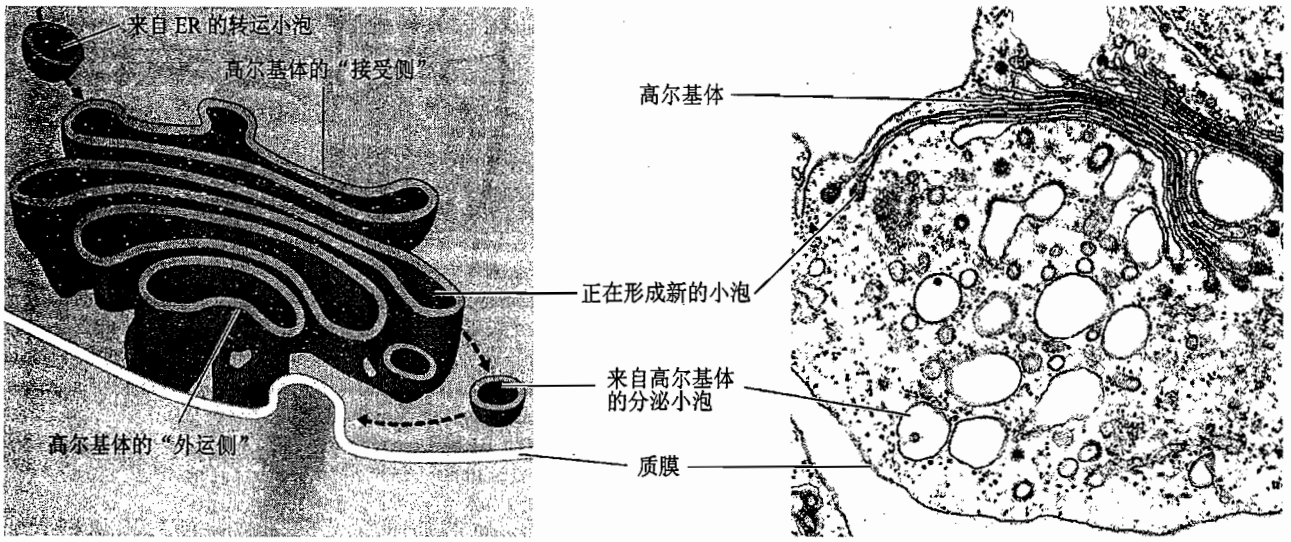


图 3.9 高尔基体 内质网膜系统的这个组分由成摞扁平的囊组成。一个细胞可能只有少数几摞,也可能有数百摞。高尔基体接受 ER 的产物并进行精加工和分发。一摞高尔基体的一侧是接受由 ER 运来的小泡的码头。ER 的产物在高尔基体中时可能被修饰。高尔基体的"外运侧"则起着临时仓库的作用,已加完工的产物在分泌小泡中在此处被分发到其他细胞器中或到质膜上(引自坎贝尔等,2006)

3.2.4 溶酶体起消化作用

动物、真菌和一些植物细胞中有一类由单层膜包被的小泡,数目不等,大小也颇多变异,其中有多种在酸性条件下起作用的水解酶类。这种小泡就是溶酶体(lysosome)(图 3.10)。溶酶体通常是由高尔基体的外运侧出芽而形成。溶酶体含有 60 种以上的水解酶,其最适 pH 在 5 左右,可催化蛋白质、多糖、脂质以及 DNA 和 RNA 等大分子的降解。溶酶体的功能是消化从外界吞入的颗粒和细胞本身产生的废弃成分。多种

单细胞生物都能从周围环境中吞入食物等颗粒，这些颗粒由细胞膜包围而进入细胞质中。成为食物泡。溶酶体与食物泡融合，水解酶将食物颗粒分解成小分子物质。这些小分子可穿过食物泡膜而进入细胞质。完成消化作用的溶酶体则移向细胞表面，与质膜融合而将残余的不能利用的物质排到细胞外面去。

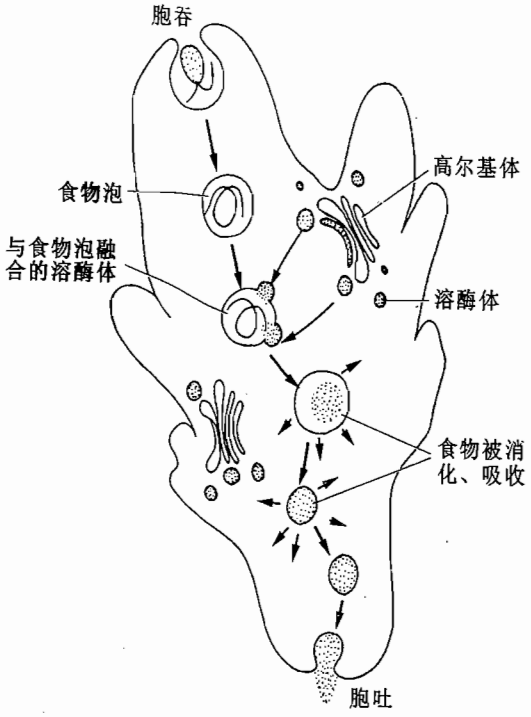


图 3.10 溶酶体参与细胞消化

溶酶体不但能消化从外界摄入的食物，还能分解细胞中失去功能的细胞结构碎片，使组成这些碎片的物质重新被细胞利用。细胞中的各种结构经常要除旧更新，所以溶酶体的这种作用是经常进行的。溶酶体内应该是酸性环境，它通过膜上的氢离子泵使 H^+ 从细胞溶胶进入溶酶体内，保持其 pH 为 5 左右。溶酶体中的酶如果漏出而进入 pH 约为 7 的细胞溶胶中，则会失去活性。

溶酶体如果发育不全，缺少某一种或几种酶，就可能引起疾病。例如，有些婴儿的肝细胞中，溶酶体内缺乏水解糖原的酶，糖原不能被消化，因而在细胞中形成大的糖原泡。这种婴儿只能维持一年生命。类似的水解酶缺乏症约有 20 余种。

3.2.5 液泡有多种功能

液泡是由单层膜包被的充满稀溶液的囊泡，普遍存在于植物细胞中。年幼的细胞只有很少的、分散的小液泡，仅占细胞体积的 5%；在成长的植物细胞中，这些小液泡逐渐合并而发展成为一个大液泡，占细胞中很大部分，有时可达细胞体积的 95% 以上，而将细胞质和细胞核挤到细胞的周缘（图 3.11），所以植物细胞中液泡非常明显。

植物液泡中的液体称为细胞液（cell sap），其中溶有无机盐、氨基酸、糖类以及各种色素，特别是花色素苷（anthocyanin）。细胞液的高浓度使得植物细胞经常处于充分膨胀的状态。液泡中的色素与花、叶、果实的颜色有关，例如花的蓝、红、紫色均决定于其液泡中的花色素苷。液泡还是植物贮存代谢废物的场所，这些废物有时以晶体状态存在于液泡中。不仅是植物细胞，动物或某些原生生物的细胞也有液泡。例如变形虫细胞中的食物泡（food vacuole），某些原生生物细胞中的收缩泡（contractile vacuole）等，各自都有其特有功能。

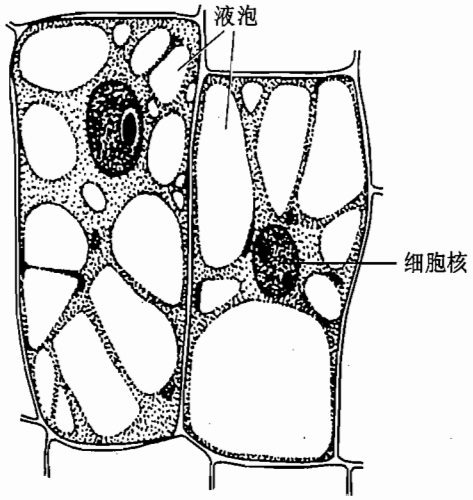


图 3.11 植物细胞的液泡

3.2.6 线粒体和质体等进行能量转换

前面所讲的膜包被的细胞器都与内质网关系密切，还有一些细胞器不与内质网相连，但也是由双层膜包被的，这就是线粒体（mitochondrion，复 mitochondria）和质体（plastid）。其中线粒体和属于质体类的叶绿体（chloroplast）是主要的转换能量的细胞器。

线粒体和叶绿体都是由膜包被的细胞器，但它们不是内质网膜系统的一部分。它们的膜蛋白不是由连在 ER 上的核糖体制造的，而是由游离的核糖体制造的。线粒体和叶绿体中不仅有游离的核糖体，而且还有环状 DNA，构建它们的蛋白质，有一部分就是在这

些细胞器自身中合成的。

线粒体是细胞的“动力工厂”，它的主要功能是将糖类等分子中贮藏的化学能转变成细胞可直接利用的ATP中的能量(详见第4章)。

在光学显微镜下，线粒体呈颗粒状或短杆状，横径约0.1~0.5 μm长约1~2 μm，相当于一个细菌的大小。线粒体的数目因细胞种类而不同。分泌细胞中线粒体多，大鼠肝细胞中线粒体可多到800多个，而某些鞭毛虫细胞中只有一个线粒体。

线粒体的结构相当复杂。它是由内外两层膜包被的囊状细胞器(图3.12)，囊内充有液态的基质(matrix)，内外两层膜之间有腔。外膜平整无折叠，内膜向内折叠而形成突出于基质中的嵴(crista)，嵴使内膜的表面积大为增加，有利于生化反应的进行。用电镜可以看到，内膜上面有许多带柄的、直径为约10nm的小球，这就是ATP合酶(ATP synthase)。线粒体基质中还有DNA分子和核糖体，也就是有一套自己的遗传系统。

线粒体和细菌大小相似，两者的DNA分子都是环状的，两者的核糖体也相似。细菌没有线粒体，其呼吸酶位于细胞膜上。这些事实都使人们设想，真核细胞中的线粒体是由侵入细胞或被细胞吞入的某种细菌经过漫长岁月演变而来的。

质体是植物细胞的细胞器，分白色体(leucoplast)和有色体(chromoplast)两类。白色体主要存在于分生组织细胞和不见光的细胞中。白色体可含有淀粉(如马铃薯块茎中)或油脂。菜豆或大豆的白色体中既含有蛋白质和淀粉，又含有油脂。

有色体含有各种色素。有些有色体含有类胡萝卜素类(carotenoid)，呈现黄、橙、红橙等颜色。花、成熟果实、秋天落叶的颜色就是由这种质体所致。番茄的杂色体中除含胡萝卜素外，还含有一种特殊的类胡萝卜素即番茄红素(lycopene)。

最主要的有色体是叶绿体——进行光合作用的细胞器。植物、藻类均含有叶绿体。藻类每个细胞中只有一个或少数几个叶绿体。植物细胞中叶绿体数目较多，数十至上百个不等。叶绿体在细胞中的分布与光照有关。光照下，叶绿体常分布在细胞的照光一侧；黑暗时，则叶绿体移向内部。

叶绿体的外被是双层膜。叶绿体内部是一个悬浮在基质(stroma)之中的复杂的膜系统(图3.13)。基质是电子密度较低的物质，膜系统则由一摞扁平的囊组成。这种扁平囊称为类囊体(thylakoid)。大部分类囊体有规律地叠在一起，好像一摞硬币一样，称为基粒(granum，复grana)。每一基粒中类囊体的数目少者不足10个，多者可达50个以上。光合作用的色素和电子传递体都位于类囊体膜中，因此这些膜也称为光合膜(photosynthetic membrane)，各基粒之间还有埋在基质之中的基质类囊体，与基粒类囊体相连，因此两种类囊体的腔是彼此连通的(图3.14)。

和线粒体一样。叶绿体也有环状DNA和核糖体，叶绿体中的一部分蛋白质也是自身合成的。

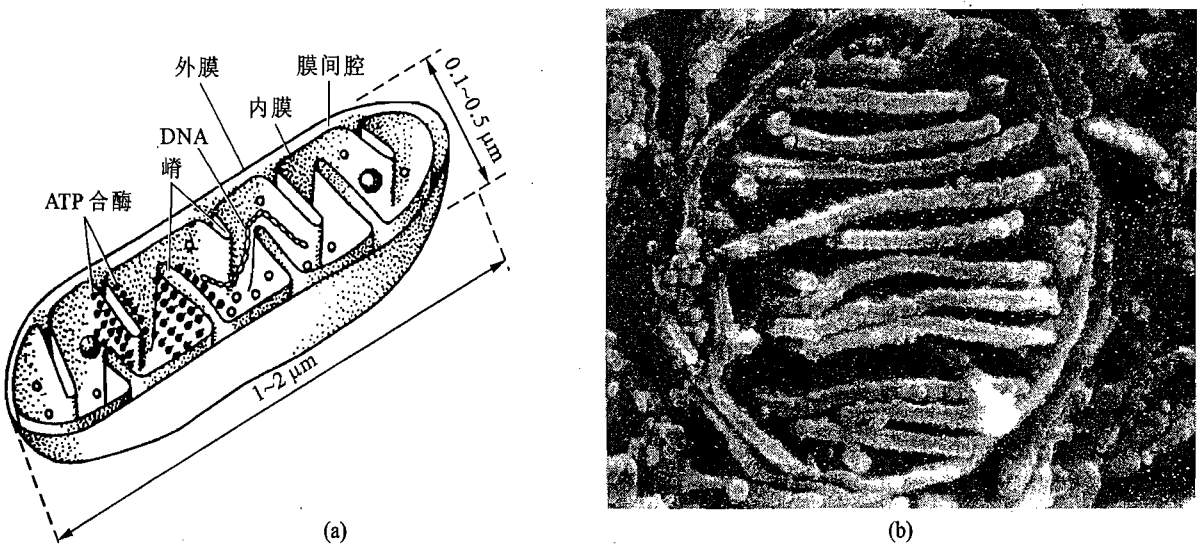


图3.12 线粒体模式图(a)和线粒体的扫描电镜照片(b)

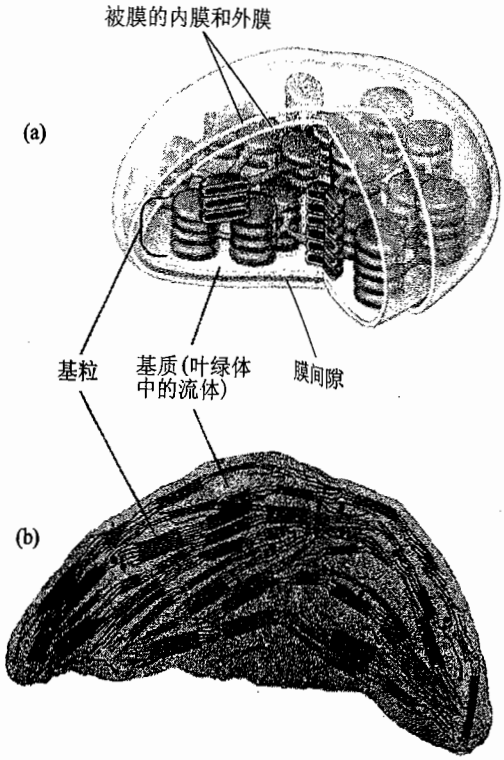


图 3.13 叶绿体 (a)结构模式图。(b) 电镜照片(引自 Campbell 等,2006)

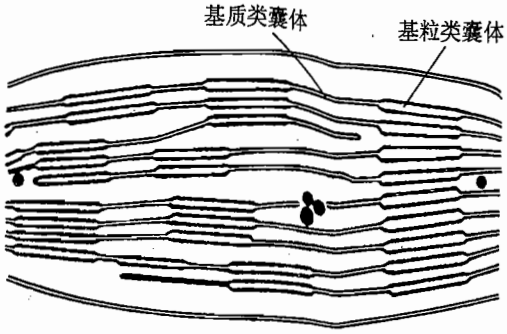


图 3.14 叶绿体的切面 基粒类囊体和基质类囊体,黑色颗粒为 DNA

3.2.7 微体是与 H_2O_2 代谢有关的细胞器

微体(microbody)和溶酶体一样,也是由单层膜包被的细胞器,不过其中所含的酶不是水解酶。微体有两种:过氧化物酶体(peroxisome)和乙醛酸循环体(glyoxysome)。

过氧化物酶体存在于动物、植物细胞中,内有氧化酶类。细胞中约有 20% 的脂肪酸是在过氧化物酶体中被氧化分解的,氧化反应的结果产生对细胞有毒的 H_2O_2,但过氧化物酶体中有过氧化氢酶,能将 H_2O_2 分解为 H_2O 和 O_2,从而起到解毒作用。肝中的过氧化物酶体能使酒精等有毒物质解毒。人们饮入的酒精有 25% 就是在过氧化物酶体中被氧化的。

乙醛酸循环体只存在于植物细胞中。某些油质种子萌发形成幼苗的某一时期,其细胞中的乙醛酸循环体特别丰富。细胞中脂肪转化为糖的过程就发生在这种微体中。动物细胞中没有乙醛酸循环体,不能将脂肪直接转化为糖。

3.2.8 细胞骨架维持细胞形状并控制其运动

在电子显微术出现的早期,生物学家认为真核细胞中的细胞器是在细胞溶胶中自由移动的,随着显微技术的进步,科学家们发现了细胞骨架(cytoskeleton),一种贯穿在整个细胞质中的网状结构。细胞骨架在组织细胞的结构和活动方面起着重要作用。

维持细胞形状并控制细胞运动是细胞骨架最显著的作用。对动物细胞尤其重要,因为它们没有细胞壁。细胞骨架之所以能起这种作用,是由于其结构像一个石拱桥一样。石拱桥所以稳定是靠各块石头之间相互对抗的力量的平衡。像动物的骨骼固定躯体的各个部分的位置一样,细胞骨架固定许多细胞器的位置,甚至固定细胞溶胶中某些酶分子的位置。但细胞骨架又与骨骼不同,它是动态的。它能迅速在细胞中的一个部位解体,又迅速地在另一个部位组装起来,从而改变细胞的形状。

细胞骨架也与细胞的活动有关。细胞活动包括整个细胞位置的移动以及细胞某些部分的有限的运动。细胞活动与称为马达分子(motor molecule)的某些蛋白质有关(图 3.15)。已发现许多种马达蛋白,例如沿着微管运动的有驱动蛋白类(kinesin)和动力蛋白类(dynein),沿微丝运动的肌球蛋白等。纤毛或鞭毛引起的运动,肌肉细胞的收缩或神经递质的传递,都与这类蛋白质有关。在原生动物细胞中食物泡的形成和植物细胞中的胞质环流也都是由细胞骨架的组分引起的。

组成细胞骨架的三类蛋白质纤维(表 3-2)是微管(microtubule)、微丝(microf ilament)和中间丝(intermediate filament)。

微管

微管存在于所有真核细胞的细胞质中,它们呈中

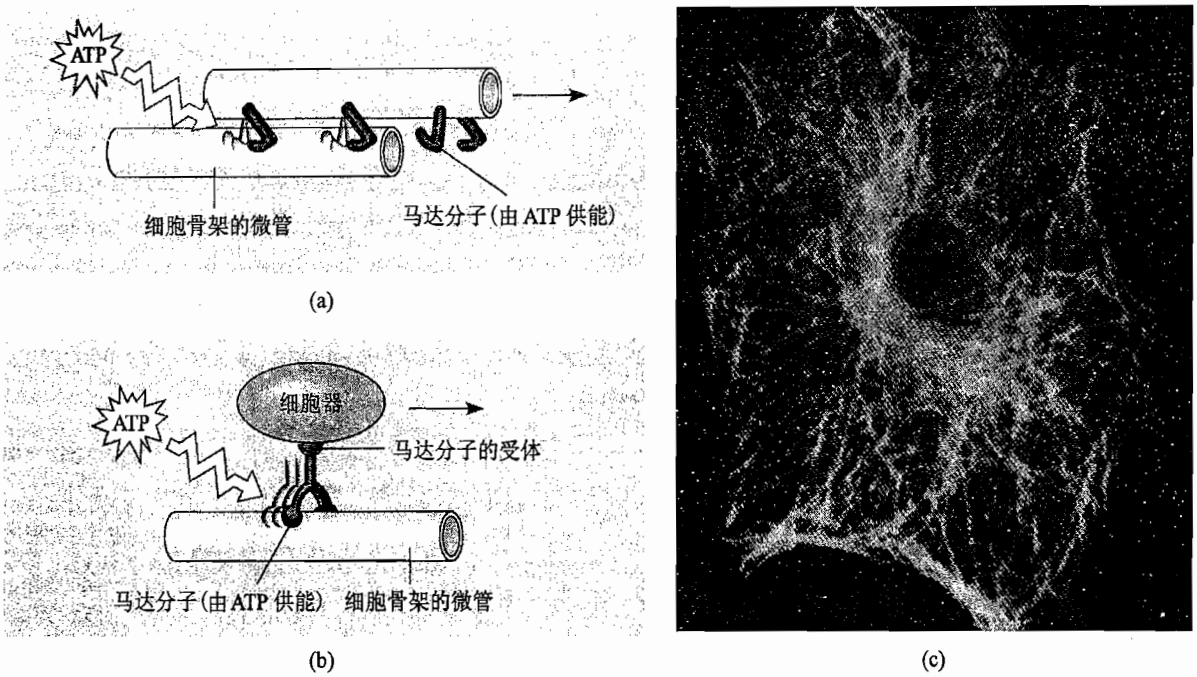


图 3.15 马达分子与细胞骨架 细胞骨架中的微管和微丝与马达分子相互作用,引起细胞运动。马达分子改变形状,在微管或微丝上往复移动,ATP 则推动这种构象变化。(a) 连在其上的马达分子使微管或微丝相互滑动。(b) 连在细胞器受体上的马达分子使微管"行走"。例如,使含有神经递质的小泡移动到神经细胞轴突的顶端。(c) 细胞骨架(b 引自 Campbell 等,2002;c 引自《中国大百科全书》,1991)

表 3-2 细胞骨架的结构和功能

	微管	微丝	中间丝
结构	中空的管;壁由 13 行微管蛋白分子组成	两条相互缠绕的肌动蛋白丝	纤维状蛋白质分子形成的绳索状结构
直径	25nm,中有 15nm 的空腔	7nm	8~12nm
蛋白质亚基	微管蛋白,由 α-和 β-微管蛋白亚基组成	肌动蛋白	中间丝蛋白家族的成员之一,因细胞类型而异
主要功能	维持细胞形状,细胞运动(纤毛和鞭毛),细胞分裂中染色体的移动,细胞器和生物大分子的运送	维持细胞形状,改变细胞形状,肌肉收缩,胞质环流,细胞运动(伪足),细胞分裂(形成裂沟)	维持细胞形状,固定细胞核及其他细胞器,核纤层的形成

空的棒状,直径约 25nm,长 200nm 至 25μm。空心棒的壁由微管蛋白(tubulin)组成,这是一种球蛋白(图 3.16)。每一微管蛋白分子都是一个二聚体,由 α-和 β-亚基组成。微管的长度由于加入新的二聚体而增加。微管可以发生解组装(或称解聚)然后游离的微管蛋白分子又可在细胞中其他处所重新组装成微管。

微管维持并改变着细胞的形状,它也是细胞器移动的轨道(图 3.15)。细胞分裂过程中染色体的分离也与微管有密切关系(见第 5 章)。

纤毛、鞭毛、中心体等均与微管有关,详见 3.2.9。

微丝(肌动蛋白丝)

微丝是实心的,直径约 7nm,又称肌动蛋白丝(actin filament),由肌动蛋白组成。肌动蛋白是球状蛋白,其单体是哑铃形的,单体相连成串,两串以右手螺旋的形式扭缠成束,即成为肌动蛋白丝(图 3.17)。微丝在动物、植物细胞中都有。

微丝在细胞骨架中的作用是产生张力(拉力),它们常与其他蛋白质一起,在质膜内面形成三维的网以支持细胞的形状。横纹肌中的细肌丝,主要是微丝,在成纤维细胞和肠绒毛细胞中也有丰富的微丝。微丝很容易解聚而成肌动蛋白的单体,单体也很容易重新组装而成微丝。

微丝有运动的功能。胞质环流(cytoplasmic streaming)就是在微丝及其相关蛋白质的作用下实现

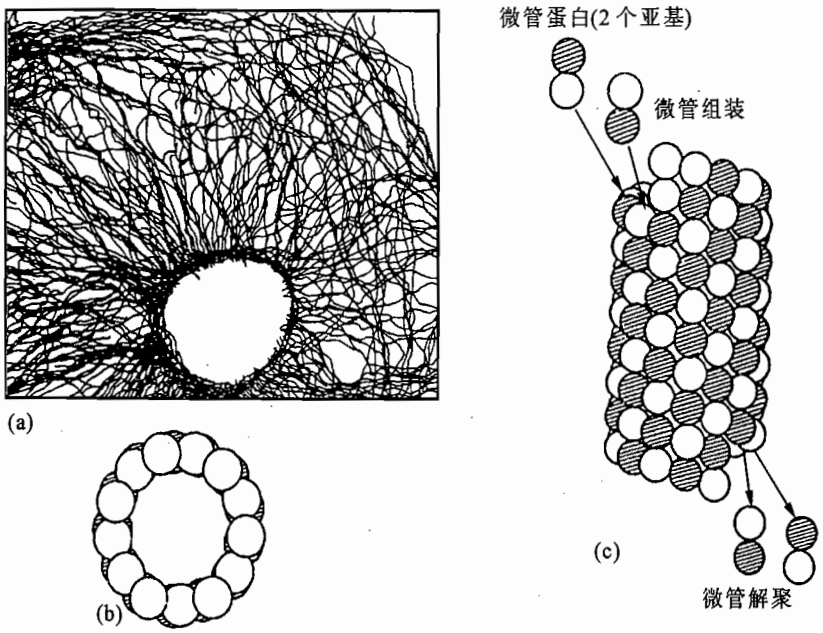


图 3.16 微管 (a) 成纤维细胞中的微管,注意核周和细胞边缘的微管较多。(b) 微管横切。(c) 微管的组装和解聚

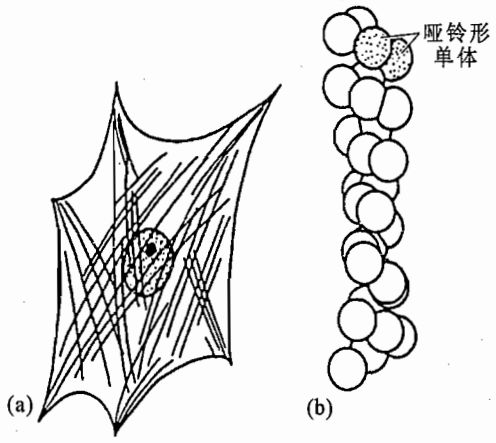


图 3.17 微丝 (a) 小鼠成纤维细胞中的微丝。(b) 哑铃形单体纤维

的。这是细胞内细胞质的一种环行流动,在较大的植物细胞中尤其常见,其作用是加速物质在细胞中的分配。变形虫伪足的生成就和微丝有关,也就是变形虫的运动与微丝有关。

细胞松弛素 B(cytochalasin B)是真菌的产物,它能使肌动蛋白丝解聚。另一种产自有毒真菌的鬼笔环肽(phalloidin)能防止肌动蛋白丝解聚。二者都能使细胞骨架发生变化而引起细胞变形。

肌动蛋白的专一性不明显,和微管蛋白一样。例如,用黏菌的肌球蛋白代替兔的肌球蛋白,与兔的肌动蛋白混合,二者就能组合起来形成微丝网。

中间丝是一类直径为 8 ~ 12nm 的纤维,比微丝粗,比微管细。中间丝和微丝一样,产生张力。构成中间丝的蛋白质有几十种之多,常见的有角蛋白(keratin)、波形蛋白(vimentin)、核纤层蛋白(lamin)等。

中间丝是比较固定的结构,与微管和微丝不同。后二者经常在细胞的不同部分中发生组装与解组装。用化学处理可以除去微管和微丝,留下的就是中间丝(图 3.15 c)。这说明中间丝在维持细胞形状和固定细胞器位置方面特别重要。例如细胞核就是位于中间丝组成的"笼子"里,所以位置固定。核纤层中主要是中间丝,它使核被膜稳定。

3.2.9 鞭毛、纤毛、中心粒与运动有关

鞭毛(flagellum,复 flagellae)和纤毛(cilium,复 cilia)都是细胞表面的附属物,功能都是运动。鞭毛和纤毛的结构相同,区别在于长度和数目。

纤毛通常数目较多,直径约 0.25μm,鞭毛直径与纤毛类似,但长度为 10 ~ 200μm。一个细胞通常只有一条或少数几条鞭毛。

鞭毛与纤毛的拍打方式不同。鞭毛以波浪式向前推进,其前进方向与鞭毛的主轴一致。纤毛却像桨一

样来回摆动,其前进方向与纤毛的轴垂直。

虽然纤毛与鞭毛在长度、数目和作用方式上不同,但它们在结构上却是一样的。它们的基本结构成分都是微管。在鞭毛或纤毛的横切面上都可看到四周有9束微管,每束由两根微管组成,称为二连体(doublet)微管,中央是两个单体微管,这种结构模式称为9(2)+2排列(图3.18b)。鞭毛和纤毛的基部与埋藏在细胞质中的基体(basal body)相连(图3.18)。

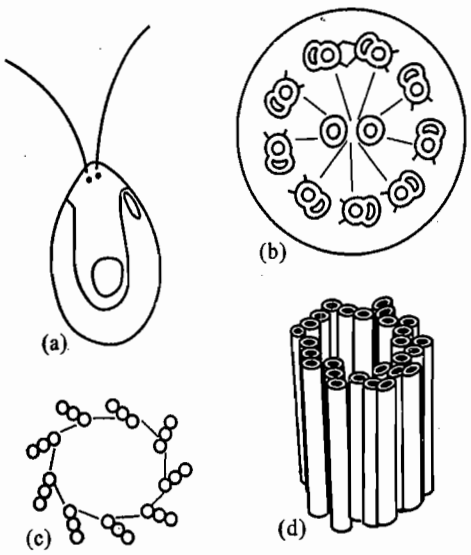


图3.18 鞭毛基体及中心粒 (a)衣藻。(b)鞭毛横切。(c)基体横切。(d)中心粒模式图

基体也是由9束微管组成的,不过每束是由3根微管组成的,称为三连体微管,而且基体中央没有微管。这种结构模式称为9(3)+0排列(图3.18c)。

许多单细胞的藻类、原生动物以及各种生物的精子都有鞭毛或纤毛。动物的上皮细胞,如人气管上皮细胞表面,也密生纤毛。鞭毛和纤毛的摆动可使细胞移动位置,如草履虫、眼虫的游泳运动;或是使细胞周围的液体或颗粒移动,如气管内表面的上皮细胞的纤毛摆动,可将气管中的尘埃等异物移开。

中心粒(centriole)是另一类由微管构成的细胞器(图3.18d),存在于大部分真核细胞中,但种子植物和某些原生动物中没有中心粒。通常一个细胞中有2个中心粒。彼此成直角排列。每个中心粒是由排列成圆筒状的9束三联体微管组成的,中央没有微管,与鞭毛的基体相似,两者是同源器官。中心粒埋藏在一团特殊的细胞质,即中心体(centromere)之中。中心体又称微管组织中心,因为许多微管都是从这里呈放射状伸向细胞质中的。第5章中将谈到中心体与细胞分裂的关系。

3.2.10 细胞壁包被着植物细胞

细胞壁(cell wall)是植物细胞区别于动物细胞的显著特点之一。细胞壁保护植物细胞,维持其形状,并使它不能吸收过量的水分。就整株植物而言,特化细胞的坚固的壁使得植物能抵抗重力,使植株在空中挺立。原核生物、真菌和某些原生生物也有细胞壁,将在第6篇中讨论。

植物的细胞壁比质膜厚得多,在0.1μm至数μm之间。细胞壁的化学成分因物种而异,在同一株植物中则因细胞类型而异。但共同点是保持其坚固。由纤维素组成的微原纤维(microfibril)埋藏在由其他多糖和蛋白质组成的基质中。这种组合,即粗的纤维埋在基质之中和钢筋混凝土的原理是一样的。

新生的植物细胞分泌相当薄的柔软的初生壁(primary wall)(图3.19),在相邻细胞之间有一层胞间层(middle lamella),这是一薄层富含黏性的多糖即果胶质的物质。胞间层把相邻的细胞粘在一起。细胞成熟并停止生长后,它的壁就加固了。有些植物就是向初生壁中分泌加固的物质,有的植物是在质膜和初生壁之间形成一层次生壁(secondary wall)。次生壁通常是叠加几层,强化并加固基质,起到保护和支持的作用。相邻细胞的壁上有小孔,细胞质通过小孔彼此相通。这种细胞间的连接称为胞间连丝(plasmodesma,复plasmodesmata)(图3.20),这是植物细胞间特有的连接方式。

棉花纤维几乎是纯粹的纤维素(图3.21)。棉花开花时,种子的一些表皮细胞就开始伸长,13~20天后,细胞的长宽之比可达(1 000:1~3 000:1)。此时细胞的初生壁不再生长,细胞合成的纤维素沉积到细胞内面,形成次生壁。细胞死后留下的次生细胞壁就

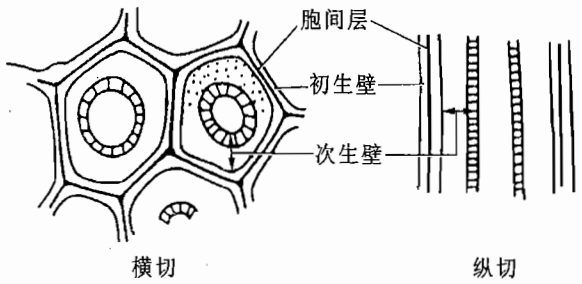


图3.19 植物细胞壁

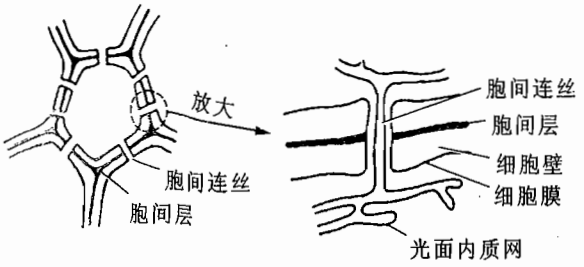


图 3.20 植物细胞的胞间连丝

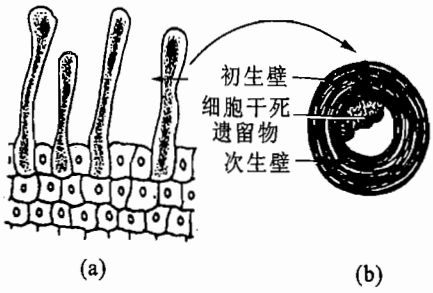


图 3.21 棉花纤维的生长 (a) 棉花种子外层,延长而成棉花纤维。(b) 棉花纤维横切面

是棉花纤维。所以,棉花纤维是中空管状的。

木材是死细胞遗留的细胞壁所组成的。但木材不是纯的纤维素,在纤维素的间隙中充满一种芳香醇类的多聚化合物——木质素(lignin)。它使细胞壁坚固耐压,其含量可达木材的 50% 以上。

老树干和老树根的表面有许多层"死的木栓化"的细胞遗留下来的细胞壁,其中除纤维外,还含有一种称为木栓质(suberin)的脂质。软木就是一种栎树的木栓化的树皮。由于软木的细胞壁比较薄,空隙较大,所以富有弹性;木栓质是一种脂质,所以木栓不透水。发现细胞的胡克所见到的就是死细胞的木栓化的壁。

3.2.11 动物细胞有胞外基质和细胞连接

动物细胞没有细胞壁,但是有胞外基质(extracellular matrix,ECM)(图 3.22)。ECM 的主要成分是细胞所分泌的糖蛋白,主要是胶原(collagen),它在细胞外形成粗壮的丝。人体中全部蛋白质约有一半是胶原。胶原纤维埋藏在另一种糖蛋白,即蛋白聚糖(proteoglycan)所形成的网中。蛋白聚糖中糖特别多,可达 95%,因此可以形成极大的复合物,如图 3.22 中所示。还有另一类糖蛋白,即纤连蛋白(fibronectin)使细胞与 ECM 相连。纤连蛋白则与整合在质膜内的整联蛋白(integrin)相连。这样,ECM 就能影响细胞的生活。已有证据表明 ECM 能影响细胞核内基因的活动。

细胞连接 (cell junction) 是指在相邻细胞之间形

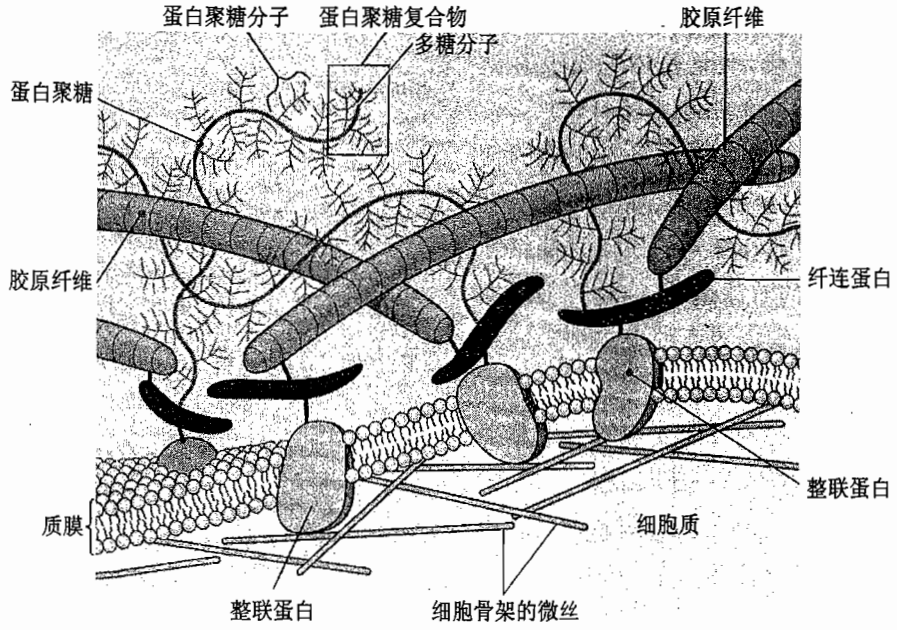


图 3.22 动物细胞的胞外基质(ECM)举例(引自 Campbell 等,2002)

成的特定的连接，这在细胞紧密靠拢的组织如上皮组织中常见。动物的细胞连接主要有3种类型（图3.23）即桥粒（desmosome）、紧密连接（tight junction）和间隙连接（gap junction），分述于下：

在皮肤、子宫颈等处的上皮细胞之间有一种非常牢固的细胞连接，称为桥粒。桥粒在电镜下呈纽扣状的斑块结构。桥粒与细胞溶胶中的中间丝相连，使相邻细胞的细胞骨架间接地连成网。所以桥粒的主要功能是机械性的，很像工艺上的铆钉或焊接点。

紧密连接是指两个相邻细胞之间的细胞膜紧密靠拢，两膜之间不留空隙，使胞外的物质不能通过。在上皮组织中，紧密连接环绕各个细胞一周成腰带状。完全封闭了细胞之间的通道，使细胞层成为一个完整的膜系统，从而防止了物质从细胞之间通过。因此，紧密连接又称封闭连接。例如，脑血管内壁就有这样的屏障，血液中的物质只能通过细胞而不能从细胞之间直接进入脑；肠壁上皮细胞也有紧密连接，使肠内的杂质不能从上皮细胞之间穿过，而肠内的消化产物也只能穿过上皮细胞的细胞膜进入细胞。肠上皮细胞膜上有载体蛋白（参看第4章），肠内的消化产物须通过载体蛋白的主动转运而穿过膜进入细胞，再通过另一种载体蛋白而进入血液，紧密连接的存在使这些产物只能由肠腔进入血液，而不能从血液返回肠腔。

间隙连接是普遍存在的一种细胞连接：两细胞之间有很窄的间隙，其宽度不过2～3nm，贯穿于间隙之间有一系列通道，使两细胞的细胞质相连通。这些通道的宽度只有1.5nm左右，所以，能够通过的物质主要是离子和相对分子质量不大于1000的小分子，如蔗糖及ATP等。cAMP（第二信使）可通过间隙连接而迅速从一个细胞进入周围的多个细胞。cAMP是多种激素信息的传递分子，极少量激素就能引起许多细胞发生反应，显然和cAMP的迅速传播密切相关（参看3.4）。间隙连接又称通讯连接，因为它在细胞通讯方面十分重要。

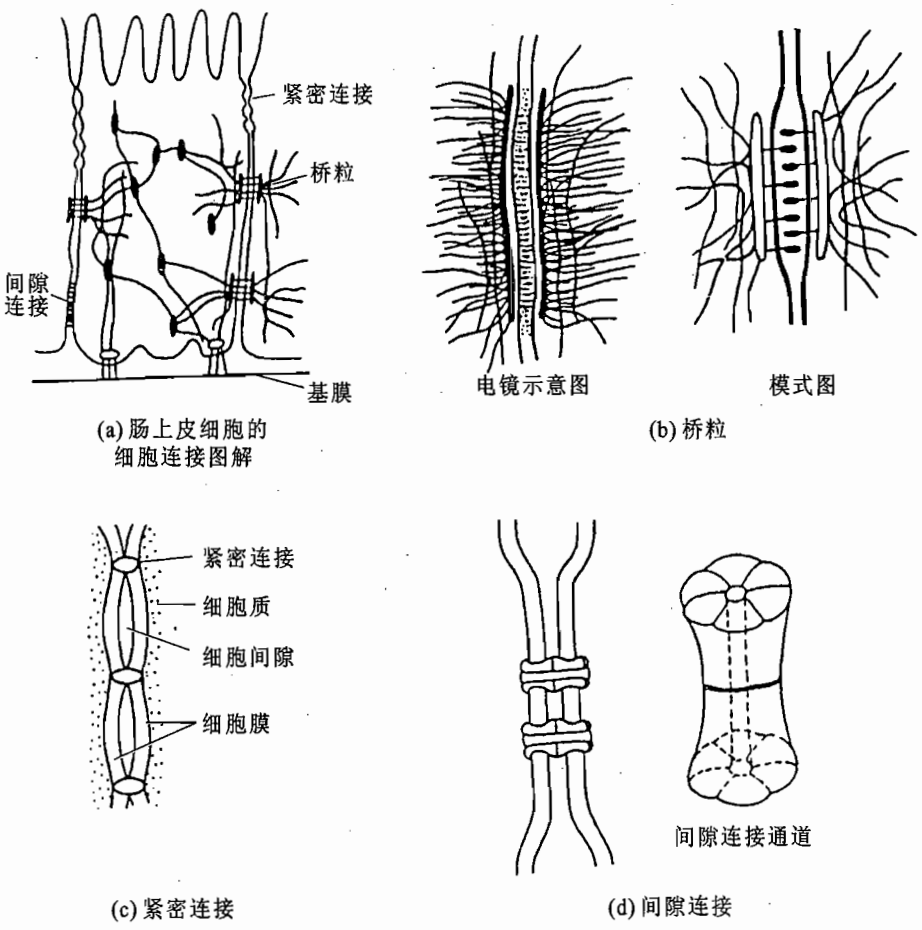


图3.23 动物细胞的细胞连接

3.3 生物膜——流动镶嵌模型

每一个真核细胞中都由生物膜(biomembrane)隔成了一个个区室(compartment),每个区室各执行自己的功能。许多功能也是在膜中或膜上完成的。细胞中含量最多的是内质网膜。质膜是活细胞的边界,它把细胞内的生命世界与其周围的非生命环境分隔开了。生物膜的厚度一般不到10nm。质膜和所有的生物膜都有选择透性(selective permeability),即只有一些物质容易通过它而大部分物质不能通过。对于细胞而言,区分什么是必须吸收的,什么是必须排出的,是维持生命的首要问题。这决定于膜的结构。

目前关于生物膜结构的公认模型是流动镶嵌模型(fluid mosaic model)(图3.24),这是美国科学家辛格(S. Jonatham Singer)和尼科尔森(Garth Nicolson)于1972年提出的。他们提出这一模型的根据是生物膜的化学成分和前人的一系列假说。

生物膜的主要成分是脂质和蛋白质,也有糖类。大多数生物膜中的脂质是磷脂,磷脂的结构决定它们能形成膜。磷脂是两亲性分子(amphipathic molecule)既有亲脂的部分,也有亲水的部分,如图3.25所示。

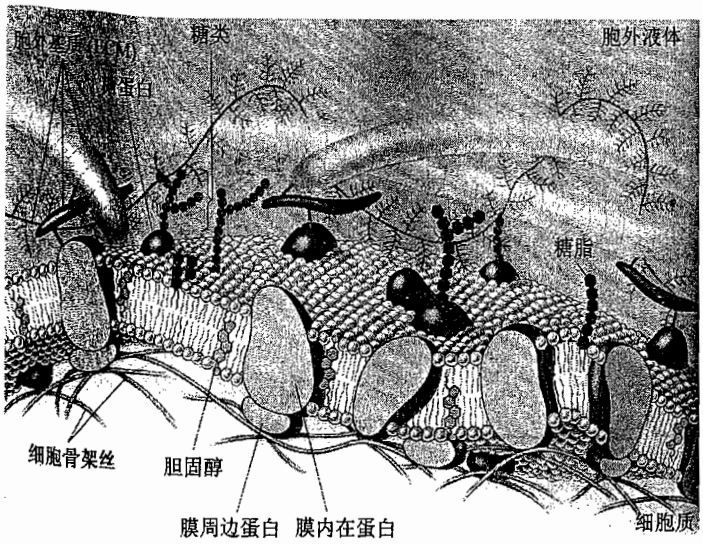
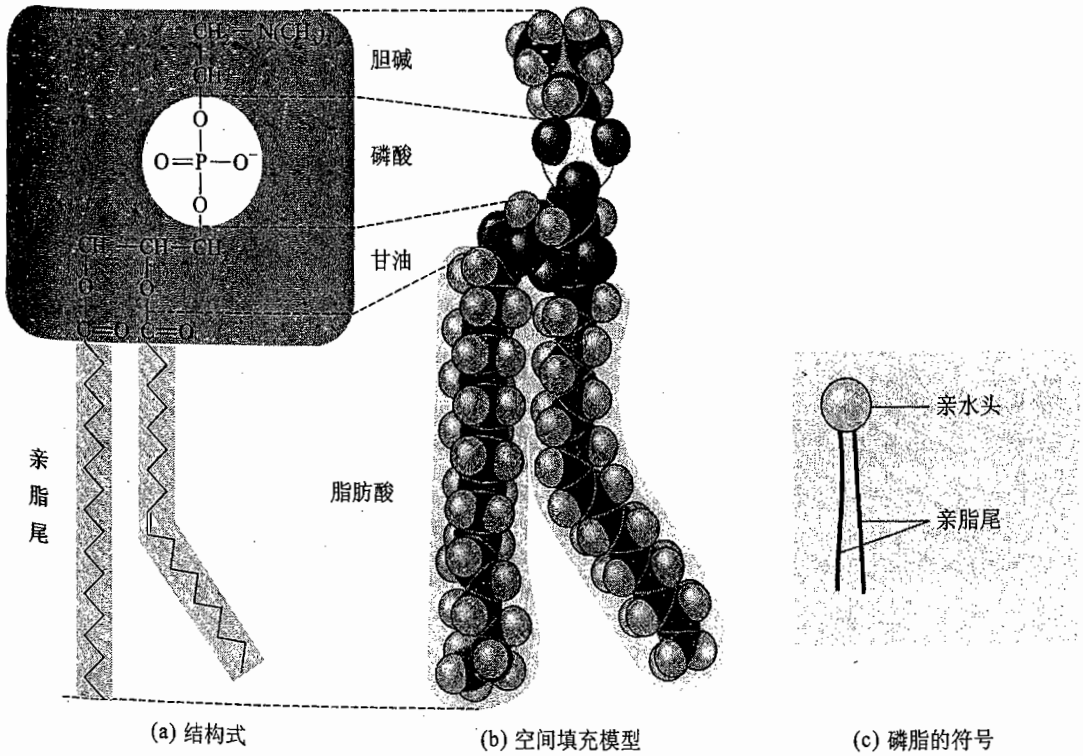


图3.24 动物细胞质膜的结构模型
包括部分ECM(引自Campbell等,2002)



(a) 结构式 (b) 空间填充模型 (c) 磷脂的符号

图3.25 磷脂的两亲性结构

这种分子在水溶液中极易形成脂双层(lipid bilayer)。生物膜中的其他脂质也有两亲性。而且,膜中的蛋白质分子也有亲水性和亲脂性的两个部分。

其实早在20世纪20年代,就已提出脂双层的假说,辛格的功绩是加入了"流动"和"镶嵌"两个概念。现在流动镶嵌模型已为大家所接受,因为它能解释所有现在已知的事实。流动镶嵌模型正在不断被改进以解释新的现象,也许有一天,它会发生重大的改变。

3.3.1 膜是流动的

生物膜不是由固定不动的分子组成的静态的结构。膜基本上是由磷脂的疏水的脂肪酸链相互作用联系在一起的,而疏水相互作用比共价键要弱得多。大多数脂质和一部分蛋白质可以在膜中侧向移动,即在膜的平面内移动,这些分子很难在膜中"翻跟头",即从脂双层中的一层翻到另一层去,因为这要求分子的亲水部分穿过膜的疏水部分,这是难以实现的。

磷脂分子在膜中的侧向移动相当快,平均每秒约2μm。蛋白质分子比脂质分子大得多,所以移动也慢得多,不过许多蛋白质分子确实移动。图3.26是人和小鼠细胞融合的实验。此实验证明膜蛋白会移动。实验是在诱导人、小鼠细胞融合过程中,将其中一种细胞的抗体如小鼠细胞的抗体以荧光染料染色,再将这种带有荧光的抗体放入融合细胞所悬浮的介质中。起初抗体只和小鼠细胞的表面抗原(H-2抗原)结合,结果小鼠细胞表面有了荧光,这时人细胞表面抗原(HLA抗原)不和带荧光的抗体结合。但在细胞融合后,不到1 h,两种抗原就逐步平均分在融合细胞的表面。这一实验说明膜蛋白是可以移动的。

有些膜蛋白在膜中的移动好像是受到某种指令的,这可能是连在膜蛋白胞质侧的马达分子指导它沿着细胞骨架的纤丝移动。有许多膜蛋白似乎不能移动,由于它们连在细胞骨架上。

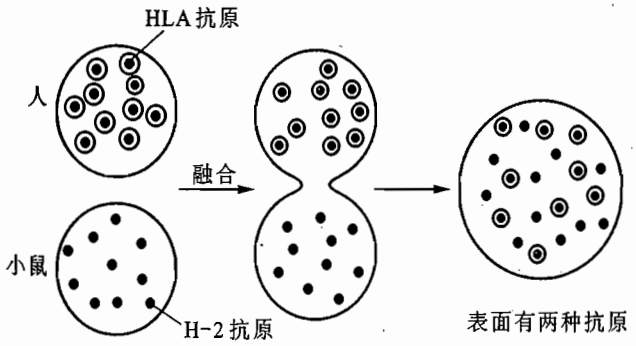


图3.26 人和小鼠细胞融合时,膜表面蛋白的移动 HLA是人白细胞抗原(human leucocyte antigen)的缩写,是人体内细胞表面的一种抗原,小鼠细胞表面的抗原则称为H-2抗原

温度降低则膜的流动性减小,最后磷脂处于紧密排列的状态,膜于是固化,好像温度降低,猪油或牛油变成固态一样。膜固化的温度决定于组成它的脂质的类型。如果膜中的磷脂含有丰富的不饱和脂肪酸尾,则固化温度就低。由于不饱和脂肪酸中有双键,它们的"尾"不能像饱和脂肪酸的那样排列得紧密(参看图2.8),所以固化温度较低。

动物细胞的膜中有胆固醇。细菌、蓝细菌等原核细胞和植物细胞的膜中一般没有胆固醇。动物细胞中,胆固醇在脂双层中所占比例较大;哺乳动物细胞中,它可能和磷脂分子一样多。胆固醇也是极性分子(图3.27),在脂双层中,它们的极性端(—OH)靠近磷脂的极性(亲水)端,带侧链的甾核(亲脂端)与磷脂的非极性尾相互作用。

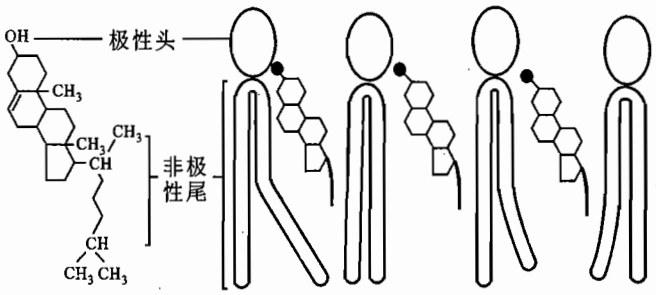


图3.27 磷脂分子层中的胆固醇

在不同温度下,胆固醇对膜的流动性影响不同。在较温和的温度下,比如人的体温37℃,胆固醇由于限制了磷脂分子的移动而降低了膜的流动性。不过,由于胆固醇也阻碍了磷脂分子的紧密排列,它也使膜的固化温度降低了。

膜必须保持液态才能正常发挥作用,它通常处于像机油一样的黏稠状态。膜固化后,其透性发生变化,其中的酶(蛋白质)也失去活性。细胞可以改变其脂质组成以适应环境的变化,例如,许多耐寒的植物如冬小麦,在秋季其中不饱和磷脂就增多,这就是对低温的适应,使得其生物膜在冬季不致固化。

3.3.2 膜是镶嵌的

膜中有许多种不同的蛋白质浸埋在液态的脂双层中(图3.24)。脂双层是膜的结构基础,而蛋白质则决定着膜的大多数特定的功能。质膜和各种细胞器的膜

都具有它们特有的蛋白质的组合。例如,到目前为止,已发现红细胞的膜中有 50 种以上的蛋白质。

从图 3.24 中可以看出,有两大类膜蛋白:膜内在蛋白(integral protein)和膜周边蛋白(peripheral protein)。膜内在蛋白穿过脂双层的疏水核心,许多都是整个地穿过膜的。膜内在蛋白的疏水区是由一连串或数连串非极性氨基酸组成的,通常是 α 螺旋。蛋白质分子的亲水区域则暴露在膜外侧两边的水溶液中。膜周边蛋白完全不埋在脂双层中,它们像附属物一样与膜内在蛋白发生疏松的结合,常常是贴附在膜内在蛋白的暴露在膜外的部分上。

在质膜的胞质侧上,有些膜蛋白是与细胞骨架连接而被固定的。而在胞外侧,有些膜蛋白则又连接在胞外基质的纤丝上。这种种的连接使得动物细胞有一个比较坚固的外部框架,比单独的质膜坚固。

膜的内、外两面是不同的。脂双层中的两层,其化学组成可能不同,而膜中的蛋白质分子取向又可能不同。质膜中还有糖类,通常糖类的这种不对称的分布是在内质网建造膜时就已确定的。

质膜中的蛋白质有许多功能,图 3.28 所示为 6 种主要的功能,这些功能将在本书后面分别讨论,这里只是列出它们的名称。一个细胞可能有实现几种功能的蛋白质,而一种蛋白质又可能实现几种功能。所以,膜在结构上和功能上都是"镶嵌"的。

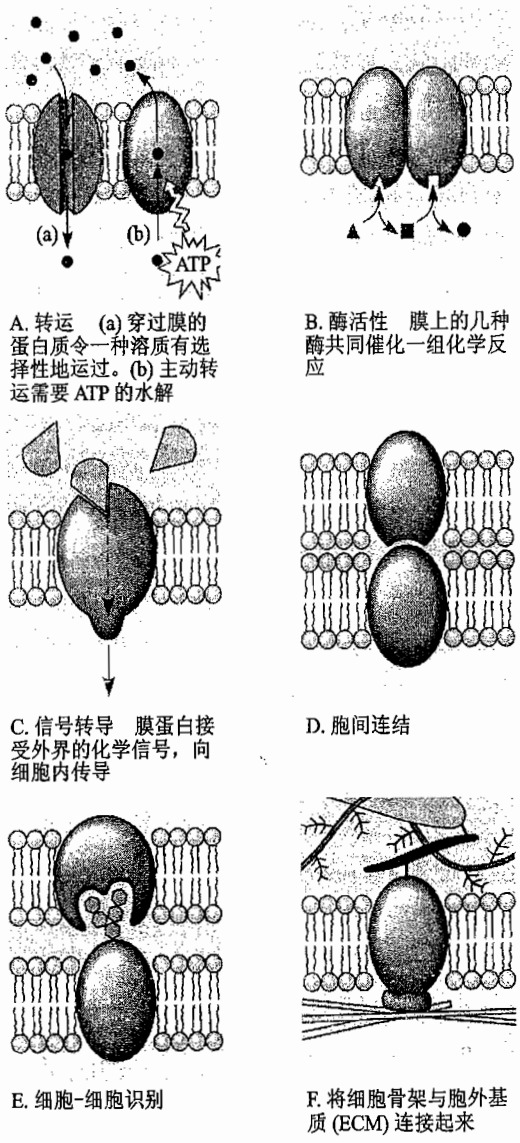


图 3.28 膜蛋白的某些功能 在许多情况下,一种蛋白质可能不止执行一种功能(引自 Campbell 等,2002)

3.3.3 膜上的糖类为细胞间识别所必需

质膜表面的糖,一部分以共价键与膜蛋白相结合,成为糖蛋白(glycoprotein),少部分与膜脂相结合,成为糖脂(glycolipid)。糖只存在于质膜的外层,与细胞质接触的一层没有糖(图 3.29)。糖的成分主要有半乳糖、甘露糖以及唾液酸等,唾液酸是甘露糖的衍生物。糖链一般都是短而且有分支的寡糖链。它们在细胞识别中很重要。

寡糖链和蛋白质共同构成细胞表面的一层糖萼(glycocalyx)。由于糖萼中含有带负电荷的唾液酸(sialic acid),所以真核细胞表面的净电荷是负的。用重金属染料如钌红(ruthenium red)染色后,糖萼在电镜下表现为电子密度很高的一条粗线。

细胞识别对于生物非常重要。例如,在动物胚胎中,选择什么细胞组成组织和器官就是至关重要的。又如,免疫系统排除外来细胞(包括器官移植时的排异)是脊椎动物重要的防线。细胞识别细胞的关键在于识别细胞表面的糖分子。

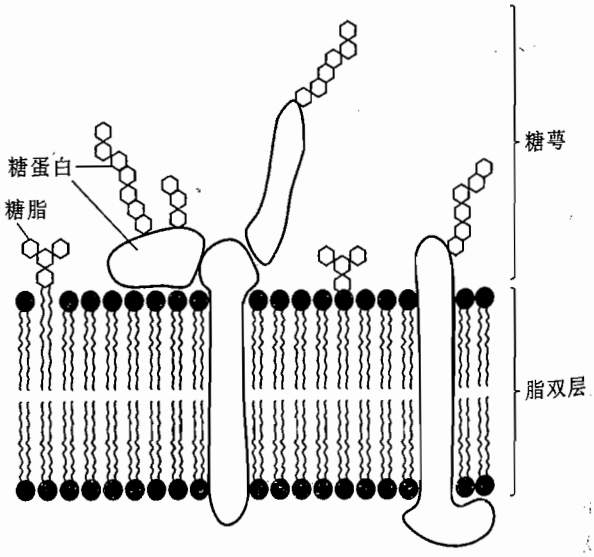


图 3.29 糖萼

质膜外面的寡糖分子因物种、个体而异。甚至在同一个体中也因细胞类型而异。细胞表面的糖分子及其位置的多样性使得寡糖成为细胞与细胞区分的标志。例如,人的4种血型,A、B、AB和O型的存在,是由于红血细胞表面的寡糖的变异。

3.4 细胞通讯

对于多细胞生物,细胞与细胞之间的通讯为其生命活动所必需,否则生物不能维持其整体性。细胞必须向其他细胞(紧邻的或距离较远的)发送信号,细胞发送的主要是化学信号(例如一种蛋白质或其他化学物质),这个信号转导途径(signal transduction pathway)最后引起靶细胞的响应(response)。

现在举肾上腺素(epinephrin)引起肌肉细胞中糖原水解为葡萄糖的全部信号转导途径为例(图3.30)。

当人准备进行体育比赛时,肾上腺中的细胞与肌肉细胞之间的发生通讯。肾上腺细胞呼唤肌肉细胞进行相应的动作。肾上腺细胞向血流中分泌一种激素——肾上腺素。肾上腺素就是一种化学信号。当这种信号到达肌肉细胞时,为该细胞质膜中的受体蛋白所识别。于是引起了细胞中的信号转导途径发生作用,激素并不必进入肌肉细胞,肌肉细胞就会发生响应。响应之一就是糖原发生水解,产生葡萄糖,用作运动的能源。这一连串反应使得运动员为激烈的竞赛做好准备。

下面分述信号接受、信号转导和响应这3个阶段。

3.4.1 信号接受

信号分子都是一个配体(ligand),即一个能与某种大分子专一结合的较小分子(如激素分子或小分子蛋白质),它与受体结合后往往使受体分子发生形状上的改变。受体分子则大多是质膜中的蛋白质。

质膜中最常见的是与G蛋白偶联的受体。G蛋白是一类能与GTP结合的蛋白质。GTP是类似ATP(参看4.1)的化合物,不过是鸟嘌呤代替了腺嘌呤。GTP能够水解为GDP和Pi。这类受体中有肾上腺素和许多其他激素以及神经递质的受体。

G蛋白松散地连接在质膜的胞质侧,起着开关的作用。当G蛋白与GTP结合时,它有活性;当与GDP结合时,活性丧失。所以G蛋白受体系统的活动过程是:① 质膜中的受体分子接受信号分子,于是在胞质侧与受体分子结合的G蛋白被活化(与GTP相连);② 活化的G蛋白在质膜上移动并与有关的酶分子结合;③ 活化的酶分子引起反应,例如糖原水解。G蛋白受体系统分布广泛而又多种多样,例如在胚胎发育中和在感觉器官中都有重要作用。

并非所有的信号受体都在质膜中,也有一些是在细胞内的。例如性激素睾酮(testosterone)的受体就在细胞溶胶中,睾丸细胞分泌的这种激素进入血流中,传至全身。靶细胞的细胞溶胶中有此激素的受体。受体接受睾酮后进入细胞核,活化其中的基因,最后引起有关蛋白质的合成。

3.4.2 信号转导途径

上述信号接受过程实际上已包括了信号转导途径的开始。信号转导途径的作用是把信号从受体上传递到细胞内发生专一的响应。这种传递有点像多米诺骨牌,一个受体活化另一个受体,第二个受体又活化第三

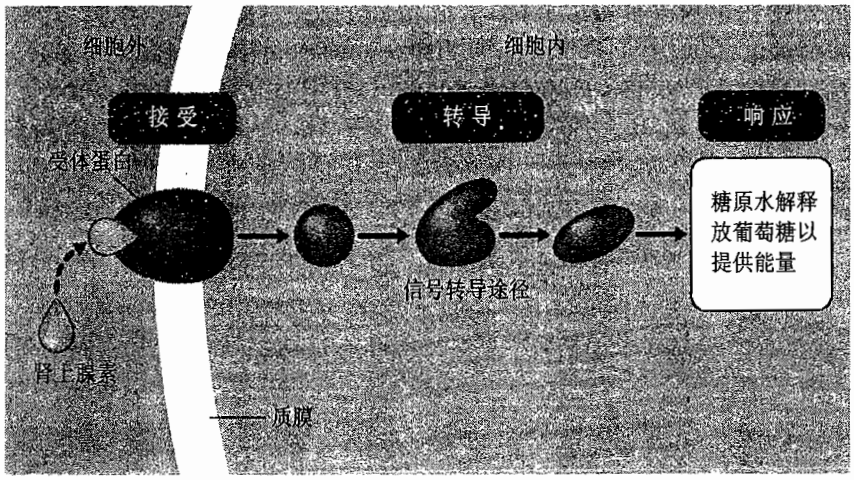


图3.30 细胞信号转导途径 肾上腺素引起肌肉细胞中糖原的水解(引自坎贝尔等,2006)

个,如此等等。应该注意的是,原来的信号分子并不必参加信号转导途径,在大多数情况下,它甚至并不进入细胞。信号转导只是某种信息的传递。每一个传递步骤中传递的大都是蛋白构象(形状)的变化,而这种变化往往又是由磷酸化作用引起的。

使蛋白质磷酸化的酶称为蛋白激酶(protein kinase),其作用是使 ATP 中的一个磷酸根转移到蛋白质上。蛋白质分子中最常发生磷酸化的是两个带有羟基的氨基酸,即丝氨酸和苏氨酸。这类激酶普遍存在于动物、植物和真菌的信号转导途径中。蛋白激酶的重要性怎样强调都不会过分。我们的基因中大约有 1% 是编码蛋白质激酶的。一个细胞中可能有数百种蛋白激酶。

如上所述,信号转导途径的开启是靠蛋白质的磷酸化,那么,当外界不存在信号时细胞又如何关闭这条途径呢?原来靠的是蛋白磷酸酶(protein phosphatase),即从蛋白质上移去磷酸根的酶。细胞中调节蛋白质磷酸化的是蛋白激酶与蛋白磷酸酶之间的平衡。

在细胞信号转导途径中起作用的还有一些小分子,这些水溶性的小分子或离子称为第二信使(second messenger)。胞外的信号分子是"第一信使"。第二信使中主要的是环 AMP(cAMP)和钙离子(Ca^{2+})。cAMP 是由 ATP 形成的(参看图 4.1)。

当肾上腺素与肝细胞质膜上的受体结合时,肝细胞溶胶中的 cAMP 浓度即增高。原因是胞外的信号分子(肾上腺素)与膜上的受体结合,从而活化了膜内的 G 蛋白,G 蛋白又活化了质膜中的腺苷酸环化酶(adenyl cyclase),此酶使 ATP 转变为 cAMP。cAMP 作为第二信使,又活化另一种蛋白激酶 A。

Ca^{2+}作为第二信使的作用可能比 cAMP 还普遍。细胞溶胶中的 Ca^{2+}浓度通常比细胞外低很多,可能相差万倍。钙离子会被各种离子泵(参看 4.3)运至胞外和进入内质网。由于细胞溶胶中 Ca^{2+}很少,所以 Ca^{2+}的绝对数稍有变化,其百分比就是很大的变化。这就是 Ca^{2+}成为第二信使的原因。

Ca^{2+}常与钙调蛋白(calmodulin)结合而起作用。钙调蛋白与 Ca^{2+}结合,改变其构象,然后与其他蛋白质结合,使后者活化或失活。为钙调蛋白所调节的酶有蛋白激酶和磷酸酶等。

3.4.3 细胞对信号的响应

信号转导的最终结果是细胞对信号的响应。这种响应可能是酶活性的改变,酶的合成,甚至是细胞核内的变化。上述肾上腺素的例子中细胞的响应是糖原降解活性的变化,糖原降解为葡萄糖-1-磷酸(图3.31)。

从图 3.31 可以看到,信号转导途径中有许多步骤。为什么有这么多步骤呢?目的是将信号放大,放大的方式就是酶的级联(cascade)。在每一个级联步骤中,下一步的有活性的产物都比上一步的多。前面我们曾将这种系列反应比作多米诺骨牌效应,其实这种骨牌的前一张不是推倒下一步中的一张牌,而是许多张牌。从图 3.31 中的第一步来看,1 个肾上腺素分子就能引起 100 个 G 蛋白分子的活化,然后每一步都会放大 10 倍或百倍。所以经过 6、7 个步骤以后,就放大了千百万倍。

信号转导是有专一性的。肝细胞和心肌细胞都与血流接触,因此都会接触到许多不同的激素分子。比如肾上腺素,肝细胞对此激素的响应是糖原的降解,而心肌细胞的响应则是收缩,结果是心跳加速。为什么会有这种差别呢?因为不同种类的细胞中有不同组合的蛋白质。

上述转导途径中都是设想传递信号的中间分子都在细胞溶胶中。这些分子大都是蛋白质,在细胞溶胶中移动不可能快。那么信号传递怎样能迅速进行呢?近年的研究发现了所谓的支架分子(scaffolding molecule)。它们都是较大的蛋白质分子,一个分子上可以连接好几个中间传递分子,这样信号转导速度就加快了。例如在小鼠脑细胞中就发现了一种支架蛋白,它能与几种中间传递蛋白相连接。

细胞通讯在生物的个体发育中十分重要,以后在相应的章节中还会谈到。

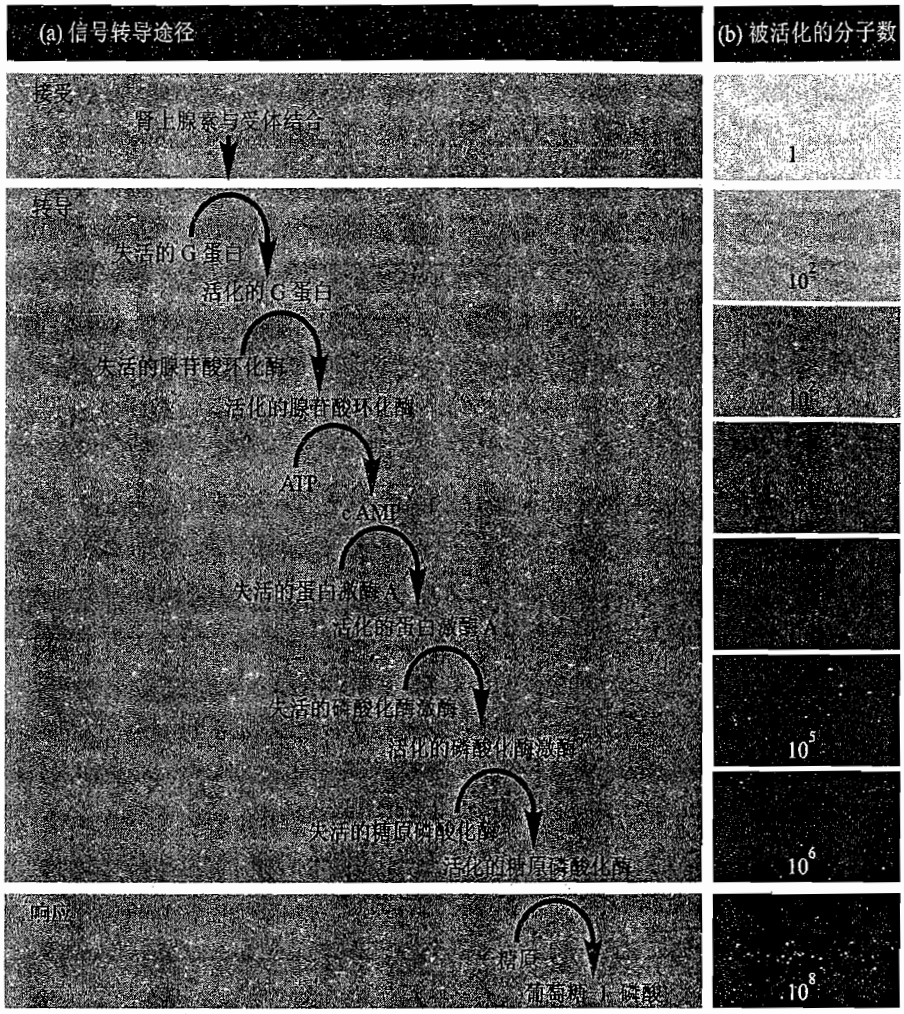


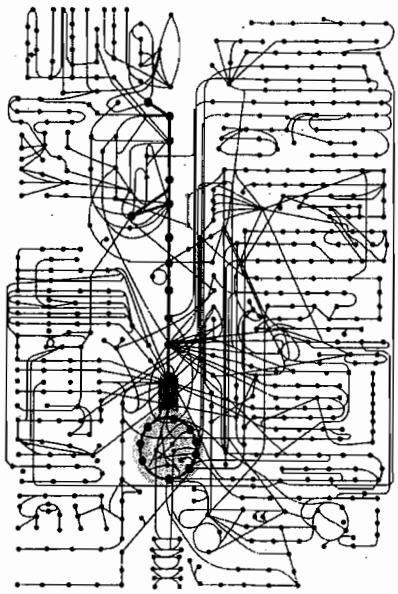
图 3.31 细胞对信号的响应 肾上腺素引起糖原的降解(仿 Campbell 等,2002)

思考题

1. 为什么低等动物不能单纯靠细胞体积的膨大而进化为高等生物?
2. 原核细胞与真核细胞的差别关键何在?
3. 植物一般不能运动,其细胞的结构如何适应于这种特性?
4. 动物能够运动,其细胞如何适应于这种特性?
5. 细胞器的出现和分工与生物由简单进化到复杂有什么关系?
6. 动、植物细胞的质膜在成分和功能上基本相同,其生物学意义何在?
7. 最近发现了食欲肽(orexin),一种似乎能调节人和动物食欲的信号分子。在饥饿的人体内,可测出血液中食欲肽的浓度较高。利用你关于膜受体和信号转导途径的知识,试提出利用食欲肽治疗厌食症和肥胖症的可能疗法的建议。

4 细胞代谢

4.1 能与细胞
4.2 酶
4.3 物质的跨膜转运
4.4 细胞呼吸
4.5 光合作用



细胞代谢路径图

新陈代谢是生物的重要特征,细胞是进行新陈代谢的基本单位。每一个细胞都要从周围环境中汲取能量和物质,在内部进行各种化学变化。细胞内的各种化学变化都是在酶的催化下发生的。所以本章的前面部分论述能量和酶。生物所利用的能量,或是直接,或是间接地来自于太阳光,极少有例外。直接利用太阳光的唯一过程是光合作用,间接利用太阳光的最重要的过程是细胞呼吸。光合作用和细胞呼吸是本章的重点内容。

4.1 能与细胞

4.1.1 能是做功的本领

能的定义就是做功的本领,做功就是指让物体移动位置。这种移动不会自发进行,例如,在平坦大路上的一块石头,不推它就不会动,推动它就是做功。生物体内做的功种类很多,物质的流动,肌肉的收缩,生物体各部分乃至整个生物体的运动,细胞中各式各样物质的合成,都是需要能量的。没有能,生物就不可能存活。

能量可以分为动能(kinetic energy)和势能(potential energy)两种形式。超速行驶的卡车能将路旁的房屋撞毁,就是动能在做功。我们的两腿上下运动可以使自行车奔驰,鸟的双翅扇动可以飞翔,也都是利用动能做功。热、电和光也都是动能。热是物体内部分子运动的能量,电是电子运动的能量,光是光子运动的能量,都是动能。

势能是物体由于所在位置或本身的排列而具有的

能量。古代打仗时放在城墙上的滚木雷石，水库中蓄积在大坝后面的水都没有运动，但由于其所在位置的高度而具有能量，这种能量就是势能，在某些情况下也称为位能。绷紧的弹簧、张开的弓都有势能。原子中带负电荷的电子具有势能，因为它存在于电子层中，与带正电荷的原子核有一定距离。活细胞中的分子，由于其中原子的排列而具有势能。这种势能就是活细胞中做各种功的化学能(chemical energy)。所以，化学能是分子中的势能，是活的生物体内最重要的能量形式。我们在讨论细胞代谢时所涉及的能量，主要是化学能。

4.1.2 热力学定律

能量可以从一种形式转变为另一种形式，许多动力装置利用的就是这种能量形式的转变。例如，汽车利用的是氧气氧化汽油的化学反应，汽油分子重新排列而使汽油中的化学能转变为动能，使活塞运动。生命活动所依赖的正是能量的这种转变形式。细胞中的燃料分子(例如葡萄糖)在转变为其他分子的化学反应中，由于分子中的原子发生重新排列而释放出一部分势能，即化学能。这部分能量就是细胞可以利用的能量，可用于各种各样的活动，即做功。不论是发生在汽车的发动机里还是发生在生物细胞内的任何形式的能量转化，都服从于热力学定律。

热力学(thermodynamics)是研究所有物体中能量转化规律的科学。在讨论能量转化时，我们把所研究的物体或物体的集合体称为体系(system)，而把宇宙的其余部分统称为环境。体系可能是一列火车，一个生物体或一个细胞，也可能是整个地球。生物体是一个开放体系，它的物质和能量总是不断地与其环境之间发生交换。比如，一只萤火虫，要摄取食物，消耗氧气，释放热、光和一些化学物质如二氧化碳。开放体系是所有生物的特点。

热力学第一定律认为宇宙中的总能量是固定不变的。这条定律也称为能量守恒定律。能量既不能被创造，也不能被消灭，只能从一种形式转变为另一种形式。发电厂并不制造或生产能量，它只是把燃料中的化学能转变为便于利用的形式。汽车也只是把燃料中的化学能转变为动能。人体中的细胞也是把燃料(食物)分子中的化学能转变为便于利用的形式。

在能量转变过程中，这种动能发生了什么变化呢？热力学第二定律就是说明这种变化的。这条定律说明能量的转变导致宇宙的有序性减低而无序性增加，也就是说，任何形式的能量转化，例如，化学能转化为动能，必定伴随着无序性的增加。一个体系中无序性的程度称为熵(entropy)。热就是分子的随机运动，是无序性的一种形式。当体系中一种形式的能量转变为另一种形式的能量时，转变得越多，该体系中的熵就增加得越多。熵代表的是不可利用的能量。

广而言之，热力学第二定律告诉我们宇宙中的熵是在不断增加的，任何一项能量转化都是使宇宙中的熵增加。再以汽车为例，汽车所使用的汽油中约有75%的化学能都会转变为热而不能被利用，即汽油的利用率最多只有25%。而且，所有被转变为动能的能量最终也都变为热，汽车开动时，内部的各种摩擦以及车轮与道路的摩擦都使能量变为热。所以，即使是已经做了有用的功的能量最终也都转变为热，散发到周围环境中去。

从热力学第二定律可以推知，一个特定体系的有序性要增加，其环境的无序性便必须增加。这一概念完全适用于细胞的活动。细胞是利用有序性较低的原料制造高度有序的结构。例如，氨基酸必须排列成具有特定序列的多肽，多种大分子又必须形成具有复杂结构的膜系统，等等。这种有序性的增加必然使其周围环境中的无序性增加，从热力学的观点来看，一个生长中的细胞或一个生长中的生物体是一个熵值不断减少的独立王国，它生存于熵值不断增加的宇宙之中。

根据热力学第二定律，细胞中能量转化的效率不可能是100%。因为在细胞中发生化学反应时，化学能在分子之间转移；当光能在叶绿体中被捕获时，它转变为化学能；鞭毛运动时，化学能转变为动能。在所有这些能量转换过程中，总有一部分能量以热的形式逃逸，这是不可避免的。

4.1.3 吸能反应和放能反应

化学反应可分为吸能反应(endergonic reaction)和放能反应(exergonic reaction)两大类，细胞中发生的化学反应也不例外。

吸能反应是指反应产物分子中的势能比反应物分子中的势能多。发生这种反应时，周围环境中的能量被吸收，贮藏在产物分子中。所吸收能量的多少等于产物与反应物之间势能之差。

光合作用是生物界最重要的吸能反应。光合作用是植物和藻类等的细胞利用含能较少的反应物(二氧

化碳和水)合成含能较多的产物(糖)的过程。能量来源是太阳光。

放能反应与吸能反应相反,其产物分子中的化学能少于反应物分子中的化学能,在反应过程中向周围环境释放能量。所释放能量的多少等于反应物分子中与产物分子中势能之差。

我们日常生活中遇到的木材的燃烧就是一个放能反应。木材的主要成分是纤维素,一种多糖,是含能量很多的分子。燃烧是一个氧化过程,空气中的氧气把多糖氧化,产生二氧化碳和水。这个过程和光合作用恰好相反。反应过程中反应物分子中的势能变成光和热,散发到周围环境中去。在每一个细胞内部都发生与此类似的作用,称为细胞呼吸(cellular respiration)。(见4.4.1)

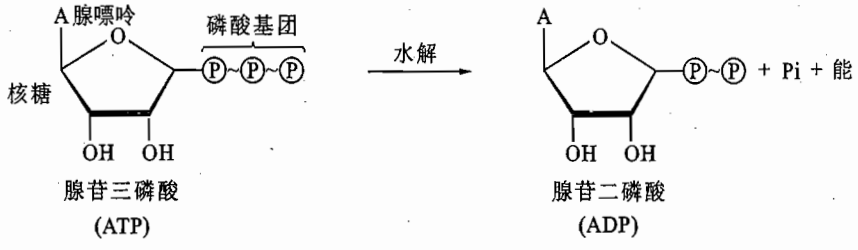
每一个活细胞中都要发生千百种放能反应和吸能反应,所有这些反应总称为细胞代谢(cellular metabolism)。试以萤火虫为例,萤火虫要发光,这是放能反应,是反应物分子转变为含能较少的产物分子时所释放出来的能量。此外,萤火虫和所有的动物一样,要觅食、进食和消化食物,要逃避捕食者的追逐,要修补身体的损伤,要生长,要生殖。所有这些都与吸能反应有关,也就是都需要能量。能量的唯一来源就是食物中的糖和其他分子,细胞呼吸中的放能反应将糖分子中的势能释放出来。然后细胞再利用这些势能进行吸能反应,合成所需要的特定的分子。例如,消化食物需要专一的酶,细胞就通过吸能反应合成进行消化作用的酶类。又如修补身体,也需要专一的蛋白质,细胞就会通过吸能反应合成这些蛋白质。

如上所述,放能反应与吸能反应之间,有一种能量传递的关系,这种关系是如何发生的呢?其中有一个纽带,就是ATP。

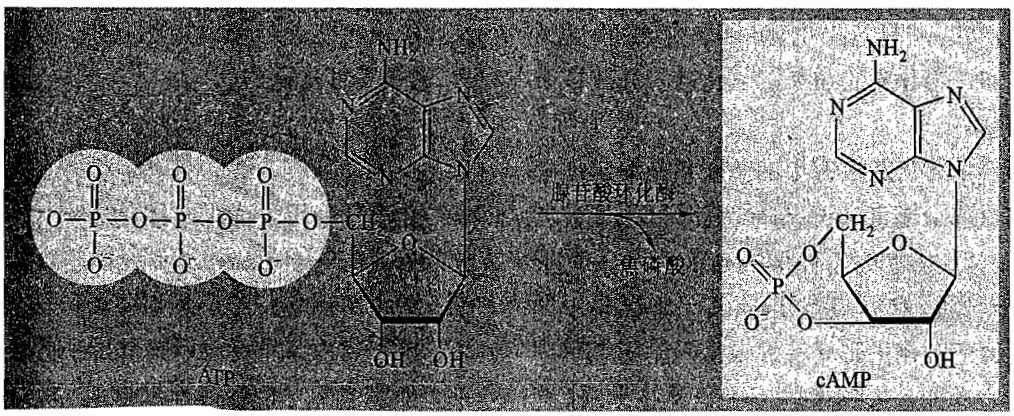
4.1.4 ATP是细胞中的能量通货

ATP(adenosine triphosphate,腺苷三磷酸)是一种核苷酸,其中有3个磷酸基团。图4.1(a)为ATP的结构式及其水解反应。ATP分子由一个戊糖(核糖)、一个含氮碱基(腺嘌呤)和3个磷酸根组成,其中一个磷酸根连接在糖分子上,其余两个则相继连接。这两个磷酸键比较不稳定,是焦磷酸键,称为高能磷酸键(图4.1(a)中以"~"表示)。这是因为这种键水解时会释放较多的能量,比普通磷酸键的多。

ATP发生水解时,形成ADP并释放一个磷酸根,同时释放能量。这些能量在细胞中就会被利用,肌肉收缩产生的运动,神经细胞的活动,生物体内的其他一



(a)



(b)

图4.1 ATP及其水解(a)以及ATP形成cAMP(b)(见3.4.2)

切活动利用的都是 ATP 水解时产生的能量。

ATP 在细胞中易于再生(参看 4.3.4),所以是源源不断的能源。这种通过 ATP 的水解和合成而使放能反应所释放的能量用于吸能反应的过程称为 ATP 循环(图 4.2)。因为 ATP 是细胞中普遍应用的能量的载体,所以常称之为细胞中的能量通货(energy curremcy)。

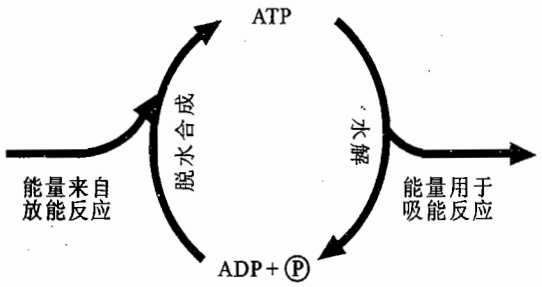


图 4.2 ATP 循环

ATP 的参与常使一个吸能反应能够自发进行,例如谷氨酸与 NH_3 形成谷氨酰胺(参看表 2.3)的反应只有在 ATP 的参与下才能发生(图 4.3)。因为谷氨酸与氨直接形成谷氨酰胺的反应是吸能反应,只有在 ATP 与谷氨酸形成谷氨酰磷酸后,才能与氨形成谷氨酰胺。

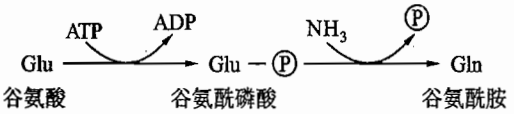


图 4.3 由谷氨酸合成谷氨酰胺

正是由于分子发生化学反应需要活化能,生物体内许多化学性质活泼的物质才能保持稳定。比如 ATP 是很易被水解的,但由于水解需要 ATP 被活化,所以在水很丰富的环境(细胞)中,ATP 仍能保持稳定。ATP 的水解只有在专一的酶——ATP 酶(ATPase)的催化下才易于发生。

酶之所以能加速化学反应的进行,是因为它能降低反应的活化能(E_A)。图 4.4 中,曲线 A 代表非酶促反应,曲线 B 代表酶促反应。酶促反应的活化能(E'_A)比非酶促反应的活化能(E_A)小,所以反应进行得较快。这就好比障碍物赛跑中有一个栏杆,运动员必须跳过栏杆才能继续跑。现在把栏杆的高度降下来了,跑起来也就比较容易了。

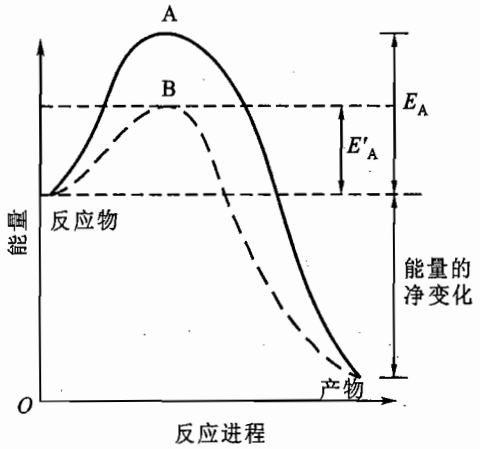


图 4.4 酶降低反应的活化能

4.2 酶

4.2.1 酶降低反应的活化能

酶(enzyme)是一种生物催化剂(biocatalyst),绝大多数酶都是蛋白质。它能加速生物体内化学反应的进行,但在反应前后并不发生变化。酶为什么能使反应加速?因为它能降低反应的活化能(activation energy)。

任何一个分子要发生化学反应,都必须先被活化,即增加能量。例如,汽油极易燃烧,就是被空气中的氧气氧化。但在常温下不会自发地起火,只有在汽车打火时才会燃烧。这是因为在高温下,少数汽油分子获得了一定的能量而被活化,才能发生氧化反应。

酶分子怎样降低反应的活化能呢?原来任何一种酶,对于它所能催化的反应都有极强的选择性,这种选择性决定着每一个细胞在特定的时候发生特定的化学反应。酶分子是蛋白质,每种蛋白质都有特定的三维形状,而这种形状就决定了酶的选择性。酶所催化的反应中的反应物称为底物(substrate),酶只能识别一种或一类专一的底物并催化专一的化学反应。所以细胞中发生的所有反应需要许多种不同的酶催化。酶只催化特定底物的特定反应,这种性质称为酶的底物专一性(substrate specificity)。

酶之所以有这种专一性,是因为酶会与其底物结合,只有当底物与酶分子结合以后,才会变成产物。酶分子中只有一个小的局部与底物分子结合,这一小的局部就称为酶的活性部位(active site)。活性部位好像酶分子表面上的口袋或沟,底物分子就装在里面。

酶所以有专一性是因为其活性部位只适于结合一种或一类底物分子。但是酶的作用仍需要整个酶分子,因为如果整个分子有损伤,活性部位也会发生变化,不起作用了。

图 4.5 示意酶分子如何起作用。图中以蔗糖酶(sucrase)为例,其底物为蔗糖,所催化的反应是蔗糖水解为葡萄糖和果糖。① 为酶分子,其活性部位是空的。② 为已与底物分子结合的酶分子,这种结合是通过很弱的键实现的。底物分子与酶分子的相互作用使得酶分子的形状稍有改变,于是酶分子将底物分子"拥抱"得更为妥帖,底物分子所处的新位置使之更易发生反应。③ 是底物分子在酶分子上转变成了产物。然后酶将产物释放,自身又回到原来的状态,其活性部位又可以接纳一个新的底物分子,开始新一轮的反应。酶所以能降低反应的活性能,奥秘就在于发生酶促反应的详细过程完全不同于非酶促反应。一个酶分子在一秒钟内能使成千上万甚至数百万个底物分子发生反应。

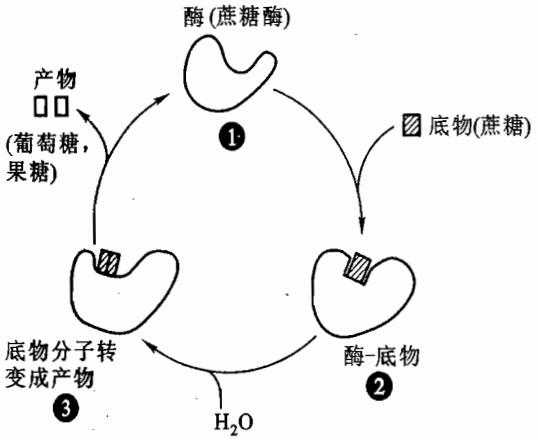


图 4.5 酶作用示意图

4.2.2 多种因素影响酶的活性

酶的活性受到多种环境因素的影响,每种酶都有一些最适合于其活性的条件。温度对酶的活性影响很大,只有在最适温度(optimal temperature)下酶活性才最高。因为温度影响分子的运动,温度高则反应物分子与酶分子的活性部位接触多。但温度太高,酶分子又会变性,其三维形状会发生变化,活性也自然被破坏了。人体内大多数酶的最适温度为 35 ~ 40℃,接近人的体温。

pH 和盐的浓度也影响酶活性。一般酶的最适 pH 为 6 ~ 8,接近于中性。在此范围之外,酶的活性就较低,整个细胞的正常功能也被破坏。酸雨会使整个湖泊的 pH 变低,影响整个水体中的生物。盐浓度太高会干扰酶分子中的某些化学键,从而破坏其蛋白质结构,也就是使其活性降低。只有极少数种类的酶能耐受极高的盐浓度。

许多种酶的正常活动还需要非蛋白质成分的参与。这些成分称为辅因子(cofactor)。辅因子可能是无机物,例如,锌、钾、镁离子,也可能是有机物。有机的辅因子则称为辅酶(coenzyme)。许多辅酶来自维生素或者就是维生素。例如,维生素 B_6 就是转氨酶的辅酶,转氨酶可将一种氨基酸转变为另一种氨基酸。

另一大类影响酶活性的化学物质是酶的抑制剂(inhibitor)。抑制剂的作用是停止酶的作用或使之减慢。抑制剂有两种类型:竞争性抑制剂(competitive inhibitor)和非竞争性抑制剂(noncompetitive inhibitor)。

竞争性抑制剂是与酶的正常底物相似的化学物质,它与底物分子竞争酶的活性部位,"鹊巢鸠占",于是底物分子不能发生反应。图 4.6b 表示的就是竞争性抑制剂的作用。抑制剂占据了酶的活性部位,底物分子被排斥在外,不能发生作用。

非竞争性抑制剂并不占据活性部位,它与酶分子结合的部位不是活性部位。但它的结合却使酶分子的形状发生了变化,而使得活性部位不适于接纳底物分子(图 4.6c)。

抑制剂的作用可能是可逆的,也可能是不可逆的,这决定于抑制剂与酶分子之间形成的键是强还是弱。如果所形成的是共价键,那就是不可逆的;如果所形成的键较弱,如氢键,那就是可逆的。竞争性抑制剂的作用是可逆的,只要底物的浓度高于抑制剂的浓度,那么活性部位就不易为抑制剂所占据,底物可照常发生反应。

在细胞代谢中,可逆的抑制剂是非常重要的。有时,酶的抑制剂就是反应的产物。例如,当细胞中的 ATP 供过于求时,ATP 本身就是一种非竞争性抑制剂,它干扰 ATP 合酶(即 ATP 酶)的作用。这种代谢反应为其产物所抑制的现象,称为负反馈(negative feedback),是调节细胞代谢最主要的机制。

酶的抑制剂有重要的应用价值,某些杀虫剂(pesticide)和抗生素(antibiotic)就是酶的抑制剂,例如,马拉硫磷(malathion)是乙酰胆碱酯酶(acetylcholine

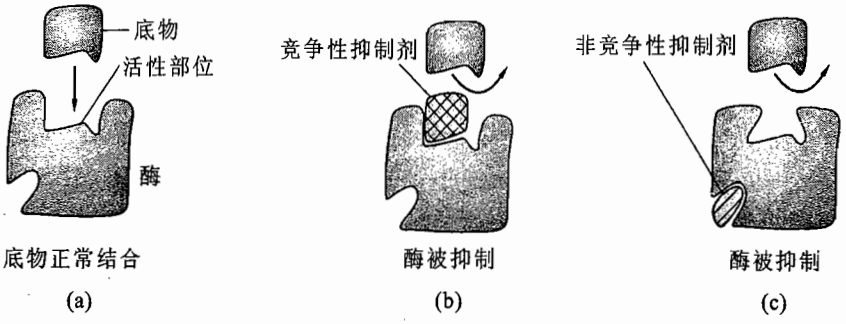


图4.6 酶的抑制作用示意图(改绘自 Campbell 等,2000)

esterase)的抑制剂,这种酶在神经系统的活动中非常重要。在马拉硫磷的作用下,神经细胞对信号的传递被抑制,造成昆虫死亡。这种杀虫剂对别的动物,包括人,也有毒害作用,但杀死昆虫所需要的剂量一般对人畜无害。

青霉素(penicillin)抑制细菌细胞中合成细胞壁的酶,所以能够阻止病菌的增殖,人体细胞没有细胞壁,所以青霉素对人无害。

4.2.3 核酶

长期以来,一直公认所有的酶都是蛋白质。但是1981年美国科学家发现细胞中与RNA分子有关的某些反应却是由RNA本身所催化的,而不是由蛋白质催化的。因此,不仅蛋白质是生物催化剂,RNA也是生物催化剂。于是给这种RNA催化剂起了一个名字"核酶"(ribozyme)

最近几年,又发现了好几种核酶。现在看来,可能至少有两类核酶。一类是催化分子内的反应,即分子的一部分与另一部分反应,例如RNA的一段在该分子内改换位置。这时RNA分子本身既是底物,又是催化剂。这种RNA分子具有特定的折叠形式。另一类核酶则催化分子间的反应,就是催化别的分子发生反应而作为核酶的RNA分子在反应前后无变化。细胞中有许多与小的RNA分子有关的重要反应,例如从基因的RNA拷贝上切去不需要片段的反应、促进线粒体内DNA复制的反应等。这些都是目前研究的热点。

RNA这类信息分子能起催化剂作用的发现引起了生物学家们极大的兴趣。核酸和蛋白质这两种分子谁先出现之谜也许能被破解。有可能RNA先出现并催化了第一个蛋白质分子的形成。

4.3 物质的跨膜转运

生物膜是一种超分子(supramolecular)结构,就是由多分子形成的一种有序的组织。这种组织具备了其中任何一种分子所没有的特性。本节将讨论生物膜的这些特性中最重要的一种,即调节穿过细胞边界的转运物质的能力。作为一个开放系统的细胞,这种能力至关重要。

4.3.1 膜的选择透性源于其分子组成

前面已经提到选择透性。细胞膜或质膜只允许某些离子或小分子透过,而且是常常只令一些物质进入细胞,又只令一些物质从细胞出来,而且能够调节这些物质在细胞内的浓度。例如只令某些营养素分子进入而将废物的分子排出,它们出入的速度也各有不同。这些都是选择透性的表现。决定选择透性的因素有二:脂双层和转运蛋白。

脂双层是亲脂性的。烃类、二氧化碳和氧能溶于脂双层中,所以易于透过质膜。然而亲水的离子和极性分子也能被运过脂双层的中心。许多重要的亲水分子,如葡萄糖、氨基酸等能透过脂双层,原因在于膜中有许多种转运蛋白(transport protein),即膜内在蛋白(图3.24)。亲水性物质通过转运蛋白出入细胞,避免了与膜中亲脂部分的接触,这是由于转运蛋白提供了专门的通道供这些物质通过。有时,转运蛋白的专一性非常强,例如,人血液中的葡萄糖经过专一的转运蛋白进入肝细胞,但是果糖(葡萄糖的异构体)却不能由此进入。

由此可见,膜的选择透性决定于脂双层本身的限制和转运蛋白的专一性。那么,决定转运方向的又是

什么呢？什么决定着物质是进入细胞还是由细胞中出来呢？这里必须区别两种转运：被动转运（passive transport）和主动转运（active transport）。

4.3.2 被动转运是穿过膜的扩散

我们在屋子的一角放一朵玫瑰花，不久便会花香四逸。这就是组成花的香气的分子自由扩散的结果。扩散（diffusion）是分子因其所带动能自由运动而造成的。每一个分子的运动是随机的，然而一群分子的运动却是有方向的。例如，我们若将一粒高锰酸钾晶体（紫色）放在一杯水中，不久高锰酸钾便会布满整个溶液，即高锰酸钾从高浓度处分散到低浓度处，直到高锰酸钾全部溶化，整个溶液都呈均匀的紫色为止。

假定我们用高锰酸根离子（紫色）能透过的一层膜将高锰酸钾溶液与纯水隔开，不久纯水就会变成紫色，直至双方都呈现同样深的紫色为止。这时高锰酸根离子在每一侧向对方移动的速度相等，达到平衡。

上述高锰酸根移动的例子说明，扩散的方向决定于扩散物质的浓度梯度（concentration gradient）。分子或离子总是从高浓度区域向低浓度区域移动，降低其自由能。这种顺浓度梯度而穿过膜扩散的作用就是物质的被动转运。被动转运是物质出入细胞中常见的现象。例如，进行细胞呼吸（见4.4）的细胞，不断消耗氧气。溶解的氧一旦穿过质膜进入细胞就被利用，因此细胞内氧的浓度总较细胞外为低，氧不断进入细胞。

值得注意的是，当一种溶液中有多种溶质存在时，某种物质穿过膜的扩散仅与该物质的浓度梯度有关，而与其他任何溶质的浓度均无关。

被动转运虽是常见的现象，但生物膜（包括质膜）是有选择透性的，所以不是任何顺浓度梯度存在的物质都能顺利地穿过膜。说到这里，我们自然就会想到对生命极为重要的水分子，水是如何出入细胞的呢？

4.3.3 渗透是水的被动转运

两种溶质相同而浓度不同的溶液，相比较而言，浓度较高的称为高渗溶液（hypertonic solution），浓度较低的则称为低渗溶液（hypotonic solution）。这里的“高”和“低”只有相对意义。例如，对于蒸馏水而言，自来水是高渗的，但对于海水而言，自来水就是低渗的。溶质浓度相等的溶液则称为等渗溶液（isotonic solution）。上述的“高渗”、“低渗”，都是源于渗透（osmosis）现象的研究。现在让我们来研究这一现象。

图4.7是演示渗透现象的装置。一个U形管，中间用半透膜（semipermeable membrane）隔开，左侧是低渗溶液，右侧是高渗溶液，溶质都是蔗糖。半透膜能令水分子通过而不令蔗糖分子通过。事实上，高渗溶液中水的浓度较低，而低渗溶液中水的浓度较高，所以水分子由左向右穿过膜而扩散。水分子穿过选择透性膜而发生的被动转运就是渗透。渗透的方向仅决定于溶液中溶质的总浓度，与溶质的种类无关。只要半透膜的两侧不是等渗溶液，水分子总体一定会向一侧移动，直至两侧浓度相等（即成为等渗溶液）为止。一旦两侧成为等渗溶液，水分子自左向右和自右向左移动的速率相等，就没有渗透现象了。

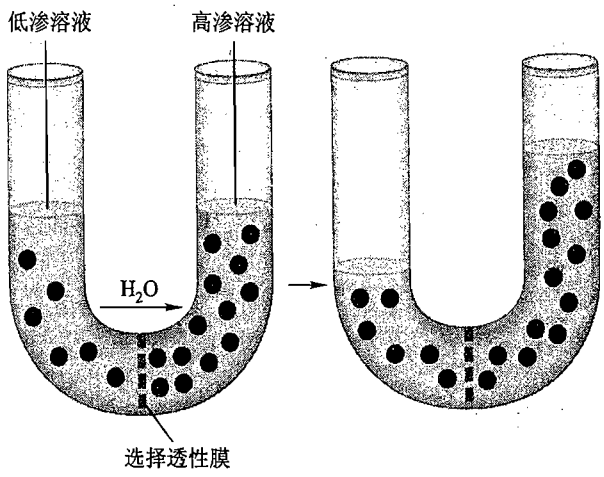


图4.7 渗透现象

无壁细胞的水分平衡

当动物细胞被放在等渗的环境中时，既不吸收水分，也不丢失水分，细胞处于正常状态。通过质膜进出细胞的水分相等，细胞的体积稳定。若将细胞放在高渗溶液中，则细胞丢失水分而皱缩，此时细胞大概会死亡。这就是湖泊中盐分增加会杀死其中的动物的原因之一。在低渗溶液中，则水分进入细胞的速率大于由细胞中出去的速率，细胞也会膨胀而破裂。

没有坚固的壁的细胞既不能耐受过量的水分吸收，也不能耐受过量的水分损失。当生物生活在等渗溶液中时，这个问题就解决了。许多海生无脊椎动物与海水是等渗的。大多数陆生动物的细胞周围的液体与细胞中的液体也是等渗的。许多生活在低渗或高渗环境中的动物都有特殊的渗透调节（osmoregulation）的适应以控制水分平衡。例如，草履虫生活在池水中，而池水对草履虫而言，是低渗的。草履虫的质膜与其他动物细胞的质膜相比，对水的透性较小，这解决了水分

不断进入细胞的问题。此外,草履虫还有一个伸缩泡,其作用是将水排出细胞的排水泵。

有壁细胞的水分平衡

植物、藻类、细菌和真菌的细胞都有细胞壁,它们的水分平衡原理相同。这些细胞在低渗溶液中是膨胀的(turgid),在等渗溶液中是萎蔫的(flaccid),而在高渗溶液中则发生质壁分离(plasmolysis),即细胞质皱缩而与细胞壁分开。

现就植物细胞讨论其水分关系,我们再回到图4.7。此图右面的连通管中两侧的液面高低不同,右侧的液面较左侧的高,两侧液面高度之差便产生一种静水压力,使溶液向左侧移动。但由于右侧的液面仍较左侧的高,所以水分有向右扩散的趋势。两种作用的平衡,导致两侧的液面有高低之差。

由此可见,渗透现象是集流(bulk flow 或 mass flow)和扩散的综合结果。集流是指浓度差或压力差所造成的一群离子或分子的集体流动。连通管中水分向右侧移动便是集流。图4.7中的集流是逆着压力梯度而进行的,而水分子的扩散是顺着水的浓度梯度而进行的(浓溶液中水的"浓度"小,而稀溶液中水的"浓度"大)。渗透作用决定于这两种推动力,把它们概括在一起的概念就是水的化学势梯度。

化学势(chemical potential)是一个热力学概念,是指每摩尔物质中的自由能的多少。自由能是在温度不变的情况下,可用于做功的能量。水势是一个体系中水的化学势。化学势通常以能量单位表示。但植物生理学的传统以压强单位表示水势。其实两种单位表示的是同一意义,二者的关系如下:

$$\frac{\text{能量单位 J}(\text{kg m}^2\ \text{s}^{-2})}{\text{压强单位 Pa}(\text{kg m}^{-1}\ \text{s}^{-2})}=\text{体积单位}(\text{m}^3)$$

所以

$$\frac{\text{能量单位}}{\text{体积单位}}=\text{压强单位}$$

换言之,我们可以把压强看做是单位体积中的能量,而不是单位面积上的力。

现在植物生理学中仍以压力单位帕斯卡(pascal,Pa)表示水势。纯水在101 kPa(1大气压)和0℃下的水势规定为零,所以任何溶液的水势都是负值。

这里要顺便提到渗透压这一术语,过去常用渗透压表示溶液的浓度。其实所谓渗透压严格说是渗透势,是指其中水的化学势。因为说一个溶液的渗透压容易使人误解,一杯糖溶液放在容器中,哪里来的压力呢?所以现在一般教科书和有关文献中很少用这个术语了,而是直接用浓度表示,不过有些情况下仍沿用渗透压一词。

上面说的将热力学的概念用于描述植物细胞的水分关系是在20世纪60年代才被国际科学界所公认的。现在已成为教科书中常见的概念。其实我国的植物生理学家汤佩松和物理学家王竹溪早在1942年就提出这一看法(论文发表在美国物理化学期刊 Journal of Physical Chemistry)上,可惜当时未受到注意。直到20世纪80年代才为国际上所公认,他们承认:"汤佩松和王竹溪的工作先于我们20年"。

对于植物细胞而言,细胞的水势(ψ)是由渗透势(ψ_π)和压力势(ψ_p)组成的。渗透势决定于细胞液的总浓度,总是负值。压力势来源于细胞壁的压力(相当于图4.7中右面的U形管中右壁中高出左壁的液柱),总是正值。即$\psi=\psi_\pi+\psi_p$。达到平衡,即植物细胞既不吸水也不失水时,$\psi=0$,$\psi_\pi=-\psi_p$。

4.3.4 专一的蛋白质使被动转运易化

如前所述,水和许多亲水的溶质都是由于浓度梯度而被动地被转运的。这些亲水性物质怎样通过脂双层呢?原因是膜上有许多种转运蛋白帮助它们通过膜。这种现象称为易化扩散(facilitated diffusion)。

转运蛋白有许多类似酶的特性。酶对底物有专一性,转运蛋白对被转运的溶质也有专一性,甚至还有专一的结合位点,就像酶有活性部位一样。转运蛋白也和酶一样,会被"饱和"。因为质膜中每种转运蛋白的分子数目有限,所以当它们都在转运溶质时,该溶质的转运速率就达到了最大。转运蛋白也像酶一样,能被与正常"底物"类似的分子抑制。但转运蛋白与酶不同,它不是催化剂。它们只是"催化"一种物理过程,让不易透过膜的物质穿过膜。

科学家们正在研究各种各样的转运蛋白如何使扩散易化。许多转运蛋白是为专一的分子或离子提供走廊或通道,或者说它们是通道蛋白(channel protein),它们使亲水的分子或离子迅速从膜的一侧走向另一侧。已知水的通道蛋白——水通道蛋白(aquaporin)就属于这一类。另一类通道蛋白以门控通道(gated channel)的方式起作用,某种刺激使门张开或关闭。这种刺激可能是电刺激或化学物质,化学物质不是被转运的物质。例如,神经递质分子刺激神经细胞使之打开门控通道而令钠离子进入细胞。

并非所有的转运蛋白都是通道蛋白。许多转运蛋白似乎是发生微妙的构象变化而将溶质运过膜(图4.8)。这种变化可能由被转运分子的结合和释放而引起。这种转运的方向可以是由胞外到胞内或反之,决定于膜两侧溶质的浓度差。

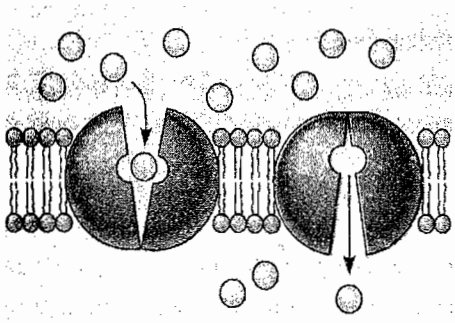


图4.8 易化扩散的一种模型(说明见正文)
(引自 Campbell 等,2002)

有些遗传疾病是由于某种专一的转运体系有缺陷或完全缺失引起的。例如人的胱氨酸尿症(cystinuria),就是因为缺少了将胱氨酸和其他氨基酸运过肾脏细胞的质膜的转运系统而引起的。正常的肾脏细胞会从尿中重新吸收这些氨基酸而使之进入血流,但此病的患者的肾脏中却积累这些氨基酸并形成晶体,于是产生肾结石。

4.3.5 主动转运是逆浓度梯度的转运

易化扩散只是提供了一个便利的扩散通道,不能改变转运的方向。有些转运蛋白却能使溶质逆浓度梯度而被转运,从低浓度一侧穿过质膜而到达高浓度一侧。这种转运是需要做功的,好像使物体"上山"一样。要将某种溶质逆浓度梯度而泵过膜,细胞必须提供其代谢能。这种跨膜转运称为主动转运(active transport)。

主动转运使得细胞维持其内部某种小分子或离子的浓度高于其环境中的浓度。例如,动物细胞中的钾离子浓度比其环境中的高得多,而钠离子浓度却低得多。质膜帮助将钾离子泵入细胞而将钠离子泵出细胞以维持这种梯度。

主动转运是由埋在质膜内的专一的蛋白质完成的。和细胞中其他需要能量的活动一样,给主动转运供应能量的也是ATP。ATP推动主动转运的一种方式就是其末端的磷酸根直接转移给转运蛋白。磷酸基团的转移使得转运蛋白改变其构象(形状),使结合在其上的溶质发生穿过膜的转运。钠-钾泵(sodium-potassium pump)就是一个这样的转运系统。它将钾离子泵入钾离子浓度已经很高的细胞质内,而将钠离子泵至细胞外。这种泵(转运蛋白)在两种构象中反复变换,每将3个 Na^+ 运出细胞,便将2个 K^+ 运入细胞。ATP将转运蛋白磷酸化,从而使之改变构象(图4.9)。

钠-钾泵只是离子泵(ion pump)的一个例子。有些离子泵会产生跨膜的电势,就是使膜的两侧带有正、负两种不同的电荷。由于质膜内外两侧阴、阳离子的分布不均,所以质膜的胞质一侧带负电荷,而胞外侧带正电荷。这样就产生了一个膜电势(membrane potential),约为-200~-50 mV。负号表示胞内侧为负,胞外侧为正。

膜电势影响带电荷的物质穿过膜,因为膜内侧负而外侧正,所以膜电势有利于阳离子穿膜进入细胞而阴离子被运出细胞。所以推动离子跨膜扩散的因素有二:浓度梯度和膜电势。这两个因素合在一起称为电化学势梯度(electrochemical gradient)。就离子而言,我们对于被动转运的概念要做一些补充:离子不仅顺其浓度梯度而扩散,而且也顺其电化学势梯度而扩散。

有些主动转运离子的膜蛋白也对膜电势有贡献。钠-钾泵就是一个例子。如图4.9所示。泵转运的 Na^+ 和 K^+ 不是一对一,而是将3个 Na^+ 泵出时将2个 K^+ 泵入。每泵动一次,就有一个正电荷从细胞质中被转移至胞外,这一过程以电压的形式贮存了能量。使膜两侧产生电压的转运蛋白称为生电泵(electrogenic pump)。钠-钾泵好像是动物细胞中主要的生电泵。植物细胞和真菌的生电泵是质子泵(proton pump)。它将质子(氢离子)主动运出细胞。图4.10示质子泵的作用,它利用ATP作为能源,以 H^+ 的形式将正电荷运至细胞以外,造成膜两侧的电荷分离。由此形成的膜两侧的电位差和 H^+ 浓度梯度代表一种能源,可用于推动其他过程,如细胞对养分的吸收或其他细胞过程,协同转运(cotransport)便是其中的一种。

协同转运是指专一转运一种溶质(以ATP为能源)的泵又间接地推动其他电解质的主动转运。被泵过膜的物质,再扩散回来时又能做功,就好像被泵上山的水再流下来时又能做功一样。另有一类特殊的转运蛋白与上述的泵蛋白不同,它把一种物质的"顺势"转运与另一种物质的"逆势"转运偶联起来。例如植物细胞利用质子泵所产生的 H^+ 浓度梯度来推动糖类、氨基酸等养分被吸收进入细胞的活动。图4.11就是一种特殊的协同转运。ATP推动的质子泵将 H^+ 泵出细

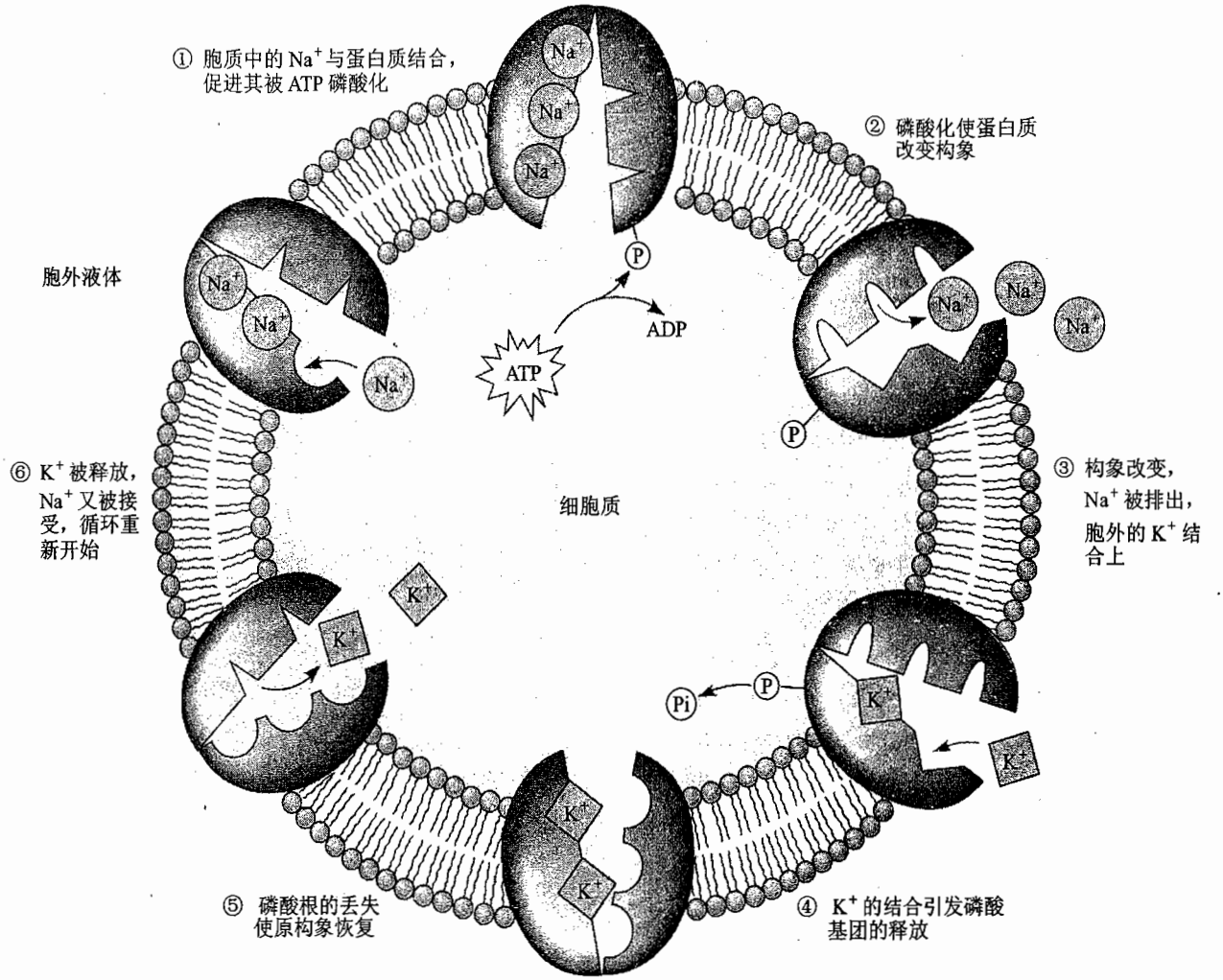


图 4.9 钠-钾泵 主动转运一例(引自 Campbell 等,2002)

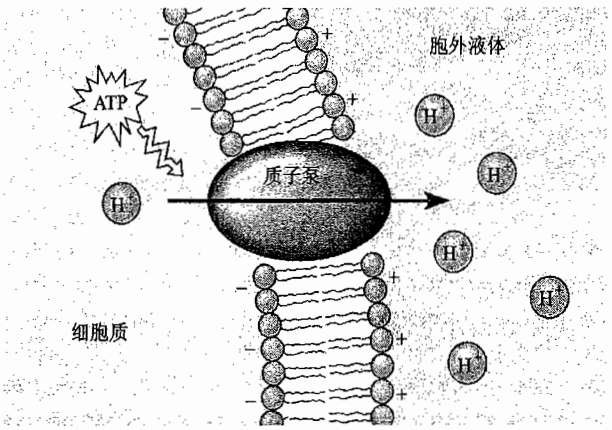


图 4.10 质子泵 一种生电泵(引自 Campbell 等,2002)

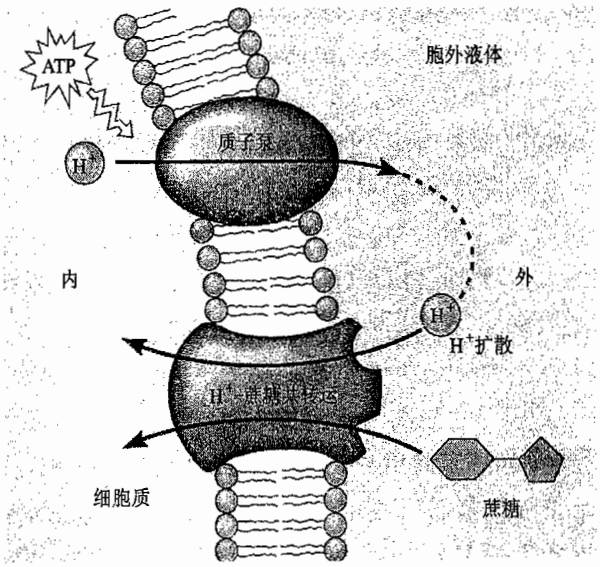


图 4.11 协同转运(引自 Campbell 等,2002)

胞，当 H^+“漏入”细胞时，蔗糖却进入细胞。这种使 H^+-蔗糖协同转运的蛋白质只有在蔗糖分子与 H^+ 共同被转运时，前者才能逆浓度梯度而被转运。植物利用这种 H^+-蔗糖协同转运的机制将光合作用产生的蔗糖运至叶脉的专门的细胞中，然后通过维管组织将蔗糖分配到非光合组织（如根）中去。

4.3.6 胞吞和胞吐转运大分子

水和小分子溶质除一部分能直接通过质膜的脂双层外，大都是靠转运蛋白或通道蛋白出入细胞，已如前述。大分子，如蛋白质、多糖甚至更大的颗粒则通过不同的机制进出细胞，一般均与膜形成的小泡有关。如第 3 章所述细胞先将大分子包在小泡内，然后令小泡与质膜融合，随后再将这些大分子分泌到细胞之外，这就是胞吐（exocytosis）。由高尔基体上出芽而形成的分泌小泡，沿着细胞骨架纤丝移动到质膜上。两种膜接触后，其中的脂双层重新排列，于是两者融合。小泡内的物质则被排至细胞以外。

许多分泌细胞都利用胞吐作用将其产物外运。例如，胰腺的某些细胞制造胰岛素并通过胞吐作用将此激素分泌到血流中。神经元（神经细胞）利用胞吐作用释放化学信号，这些信号又刺激其他神经细胞或肌肉细胞。植物细胞也是由高尔基体的小泡加工多糖，通过胞吐分泌纤维素的前体而制造细胞壁。

胞吞（endocytosis）则是细胞吸收大分子和其他大的颗粒，方式也是由质膜形成内向的小泡，基本上是胞吐的逆转。

胞吞有三种类型：吞噬（phagocytosis）、胞饮（pinocytosis）和受体介导的胞吞（receptor-mediated-endocytosis）（图 4.12）。

吞噬是细胞用伪足（pseudopodium）将颗粒包裹起来，形成一个吞噬泡，然后该吞噬泡再与溶酶体融合，利用水解酶将颗粒消化。吞噬作用在生物界普遍存在。单细胞生物，如变形虫、草履虫等都能吞噬细菌或其他食物颗粒。图 4.13 就是杆囊虫吞噬眼虫的过程。人体的白细胞，特别是巨噬细胞，能吞噬入侵的细菌、细胞碎片以及衰老的红细胞。

胞饮是细胞将胞外的液体小滴包在小泡中“吞入”。多种细胞，如肠壁细胞以及一些原生生物，如变形虫，就能吞入液体和直径小于 0.2 μm 的生物大分子。由于胞吞的液体中溶解的或悬浮的任何物质都可能被吞入，所以胞饮没有专一性。

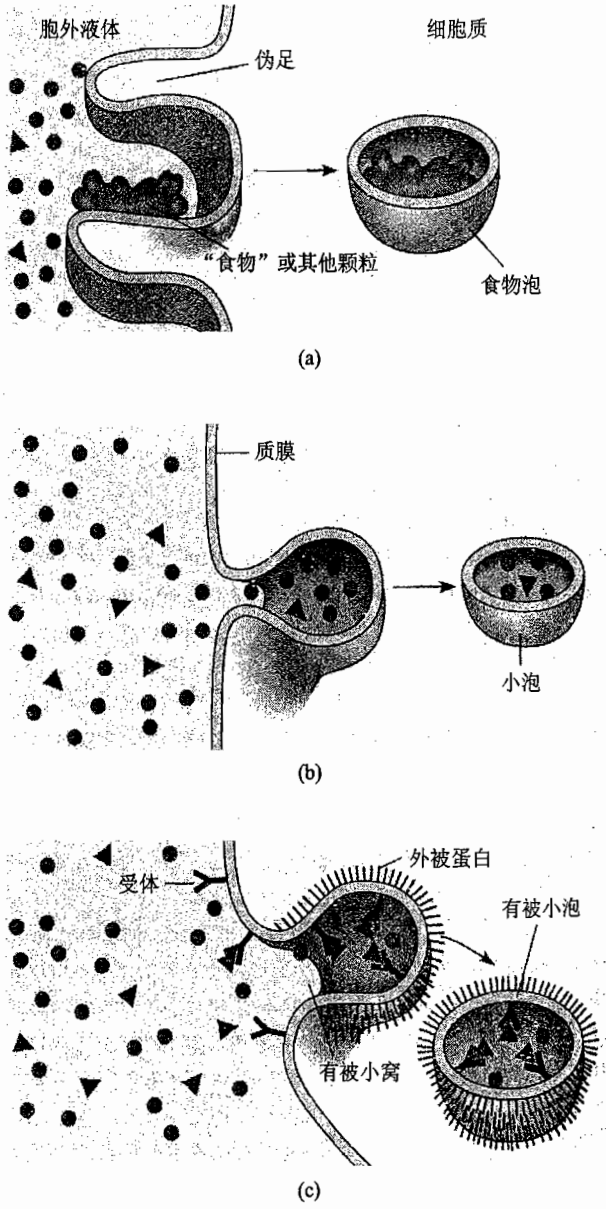


图 4.12 胞吞作用的 3 种类型 （a）吞噬作用。伪足吞噬食物颗粒，包裹在液泡内。（b）胞外的液体小滴被包在胞饮泡内而进入细胞。（c）受体介导的胞吞作用。当专一的分子与受体结合时即为有被小窝所包被而形成小泡进入细胞内

与胞饮相反，受体介导的胞吞是非常专一的。受体蛋白包埋在膜中，其专一的部位与胞外的配体（ligand）——即与受体结合的物质——接触，并与之结合。受体蛋白聚集在膜的胞质侧上称为有被小窝（coated pit）的部位上。当被吞入的物质从小泡中被释放出来而参与代谢时，受体又再回到质膜上，重新被利用。

受体介导的胞吞使得细胞能够获得大量专一的物质，即使这些物质在胞外液体中浓度并不高。例如，

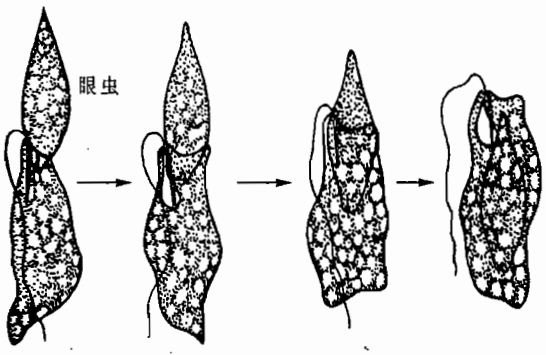


图 4.13 杆囊虫(*Peranema*)吞噬眼虫的过程

的细胞就利用此过程吸收胆固醇,用于膜的合成和作为合成其他固醇的前体。胆固醇在血液中低密度脂蛋白(LDL)颗粒中被运输。这些颗粒与 LDL 受体结合,然后通过胞吞作用进入细胞。高胆固醇血症是一种家族的遗传病,患者的血液中胆固醇浓度非常高,原因是 LDL 受体蛋白有缺陷,结果 LDL 颗粒不能进入细胞而胆固醇则在血液中积累,引起早期的动脉粥样硬化。

胞吞和胞吐中一个有趣的现象是质膜的循环使用:胞吞作用形成的小泡的膜来自质膜,胞吐时膜并不被排出,而是与质膜融合,退还给质膜。

4.4 细胞呼吸

4.4.1 细胞呼吸引论

通常我们说人要进行呼吸活动,是指从周围空气中吸入氧气,又向其中呼出二氧化碳,是一种气体交换。细胞呼吸(cellular respiration)是指细胞在有氧条件下从食物分子(主要是葡萄糖)中取得能量的过程。

细胞呼吸与气体交换是密切相关的两个过程。以人为例,气体交换发生在肺中,氧气进入肺再进入血流,通过动脉和毛细血管进入每个细胞。在每一个细胞中发生着细胞呼吸,将葡萄糖氧化产生二氧化碳。二氧化碳又通过毛细血管和静脉进入肺中,并被呼出体外。

例如,我们每天都要走路,跑步,做各种运动,这些活动都需要能量。能量从哪里来?是肌肉细胞提供的。肌肉细胞中的线粒体利用氧将糖氧化,释放能量。来自食物的糖通过血液运送到肌肉细胞,氧也来自血液。血液中的氧在气体交换过程中由肺进入血流。肌肉细胞在氧化糖时产生二氧化碳,二氧化碳又随血流进入肺中。

细胞呼吸必须有氧参加,没有氧就不能把糖分子氧化成二氧化碳和水,如下列方程式所示:

$$\underset{\text{葡萄糖}}{C_6H_{12}O_6} + 6O_2 \longrightarrow 6CO_2 + 6H_2O + \text{能量}$$

这个方程式不仅是细胞呼吸中发生的总反应,也是燃烧作用中所发生的反应。提起燃烧,你可能马上想到熊熊大火,或者森林火灾,其实细胞呼吸和森林大火都是同样的化学变化。但是二者之间显然有重大的差别。燃烧是在高温下发生的,会产生光和热,光和热都是能量的形式。细胞呼吸是在常温下发生的,所产生的能量相当一部分贮存在 ATP 中,其余部分则变成热。贮存在 ATP 中的能量是细胞可以利用的。

葡萄糖中含有很多能量。10 g 葡萄糖中有约 167 kJ的能量,一个成年人剧烈运动 15 min 大约就要消耗这么多能量。每个 ATP 分子中约含有一个葡萄糖分子中全部能量的 1% 左右。

那么,是不是细胞每氧化一个葡萄糖分子就会合成 100 个 ATP 分子呢?也就是说,是不是细胞将葡萄糖分子中的能量转化为可以利用的能量的效率是 100% 呢?不是的,细胞只能利用葡萄糖中的约 35% 的能量,或者说,每氧化一个葡萄糖分子可以合成约 30 个 ATP 分子,与现有的转化能量的机械相比,这是很高的效率。例如,老式的蒸汽机,能量转化效率只有 8% 左右。现代的汽车引擎,也只能把汽油中所贮存能量的 25% 转化为动能。细胞呼吸的效率与细胞中任何不利用氧气进行的过程相比,效率也特别高。例如,酵母菌在无氧环境下,只能利用葡萄糖中约 2% 的能量。

任何生物体的每一个细胞,时时刻刻都需要源源不断的能量供应,才能维持生命。例如,人体内心脏的跳动、肺部的呼吸、体温的保持、食物的消化等,都需要能量。一般情况下,为维持基本生命活动所需的能量约占一个人每天所进膳食中能量的 75%。所以,人体的细胞总是在不停地进行呼吸,不管是熟睡时还是剧烈运动时都是如此,都在不停地合成 ATP。表 4-1 所列为人体活动每小时所需要的能量。作为参考,表 4-2为某些食物所含能量的资料。

表 4-1 体重 70 kg 的男子不同活动时所需要的能量/(kJ/h)

活动	能量	活动	能量
静坐	419	锯木头	2 010
站立,放松	440	游泳	2 093
快打字	586	跑步(5.3 km/h)	2 387
步行(4.2 km/h)	837	上楼梯	4 605
做木工	1 004		

引自陈守良等,2001。

表 4-2 某些食物所含的热量/(kJ/100 g)*

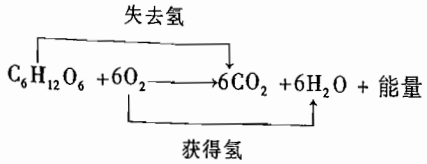
食物	热量	食物	热量
大米	1 448	瘦牛肉	1 367
面粉	1 465	鸡蛋	710
玉米面	1 423	带鱼	581
花生仁(生)	1 247	苹果	218
黄豆	1 502	菠菜	100
猪肉	1 654	植物油	3 761

* 指食物完全燃烧时所产生的热量。资料引自中国医学科学院卫生研究所《食物成分表》,1997。

据估计一个成年人在一般活动情况下每天平均所需要的能量约为 9 000 kJ。

生物体通过细胞呼吸所利用的是存在于呼吸底物(最常见的是葡萄糖)分子中的能量,这种能量的存在形式是电子的特定排列方式,即特定的化学键。

当葡萄糖分子被氧化时,其中的碳形成了 CO_2,氢形成了水,实际上就是葡萄糖分子失去了氢而氧分子获得了氢,如下式所示:

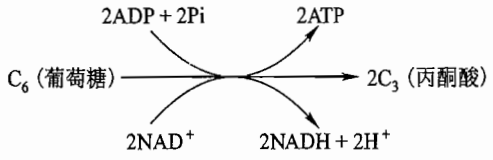


这种氢原子的得失就是氧化还原作用,葡萄糖分子被氧化,氧分子被还原。被氧化的分子失去氢,被还原的分子得到氢。它们都发生了化学键的变化,原来存在于葡萄糖分子中的能量释放出来。其实燃烧和细胞呼吸发生的是同样的变化,糖、面粉、木材等燃烧的最终产物是 CO_2 和 H_2O,但是燃烧作用既发热又发光,而细胞呼吸则温和得多。物体的燃烧有发火点,不到一定高的温度不可能发生燃烧,可是细胞呼吸只能在常温下发生。所以细胞呼吸是一种有控制的氧化还原作用。细胞呼吸为什么能受到精密的控制呢?奥秘就在于细胞呼吸包含了许多个化学反应,每个反应中只发生微小的变化,而每个反应又是由专一的酶催化的。

概括起来,这些反应可归纳为 3 个阶段:糖酵解(glycolysis)、柠檬酸循环(citric acid cycle)和电子传递链(electron transport chain)。柠檬酸循环又称为 Krebs 循环或三羧酸循环。下面依次叙述这 3 个阶段。

4.4.2 糖酵解

糖酵解就是葡萄糖的分解,其最终产物是丙酮酸(pyruvic acid),一种三碳酸。葡萄糖转变为丙酮酸的过程中,会产生 2 分子 ATP 和 2 分子 NADH。NADH 是 NAD^+ 的还原形式,NAD 的全名是烟酰胺腺嘌呤二核苷酸(nicotinamide adenine dinucleotide),是许多种脱氢酶的辅酶。糖酵解的总反应可表示如下:



由葡萄糖到丙酮酸,中间要经过 9 个反应(图 4.14)。这 9 个反应中,前 4 个是将己糖转变为 2 个丙糖,要消耗 2 分子 ATP,后 5 个反应是由 2 分子丙糖形成 2 分子丙酮酸。这些反应中包括一个氧化还原反应(反应 5),并形成 4 分子 ATP。这个氧化还原反应是由磷酸丙糖脱氢酶催化的,它把醛基(—CHO)氧化成了羧基(—COOH),NAD^+ 被还原成 $NADH+H^+$,同时消耗 2 分子磷酸(Pi),产生一个有两个磷酸基的三碳酸——甘油酸-1,3-二磷酸(图 4.15)。

糖酵解中的反应 6 和反应 9,各产生 2 分子 ATP。这是由已经形成的高能磷酸键与 ADP 合成 ATP 的反应,称为底物水平磷酸化(substrate level phosphorylation)。这种磷酸化作用与 4.4.4 中所要讲的氧化磷酸化(oxidative phosphorylation)不同。

糖酵解的总结果是一个葡萄糖分子产生 2 个丙酮酸分子、2 个 NADH 和 2 个 ATP。在有氧条件下,NADH 最终会被分子态氧所氧化,丙酮酸也会进一步被氧化,这些就是 4.4.3 和 4.4.4 中所要讨论的。在无氧条件下,NADH 也要转变成 NAD^+,否则糖酵解不能继续进行,因为细胞中 NAD^+ 的含量极低,必须循环使用。这个问题将在 4.4.5 中讨论。

糖酵解中每个葡萄糖分子所产生的 2 个 ATP 分

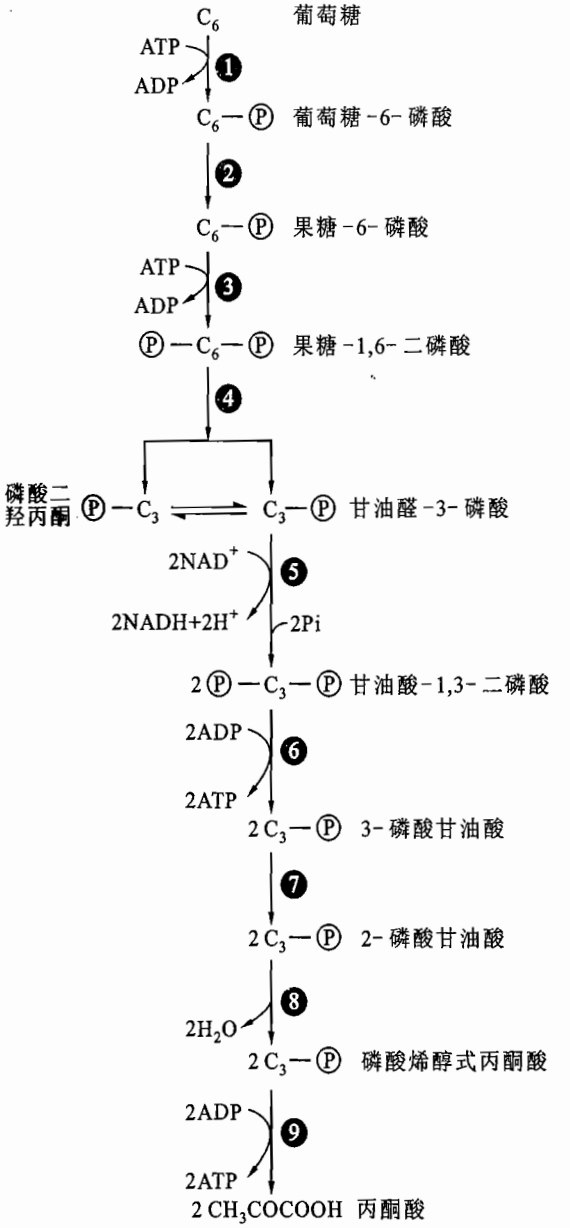


图 4.14 糖酵解

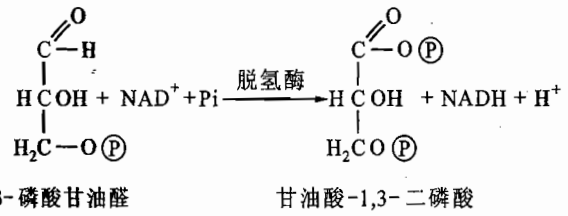


图 4.15 3-磷酸甘油醛脱氢酶催化的反应

子只是细胞从每个葡萄糖分子所能获取的能量的 5% 左右。这对于一般细胞的能量需求是远远不够的,只在一些特殊情况下,例如,酵母细胞在无氧条件下存活时才利用这么少的能量。糖酵解中所形成的 2 分子 NADH 中的能量是细胞从每个葡萄糖分子中所能获取的能量的 16%,但只是在有氧条件下这些能量才能被细胞利用。

将近 80% 的葡萄糖分子中的能量只有在有氧条件下通过柠檬酸循环和电子传递链才能被细胞利用。

4.4.3 柠檬酸循环

糖酵解是在细胞质中发生的,其终产物丙酮酸会经过扩散作用进入线粒体。柠檬酸循环是在线粒体中发生的,但是丙酮酸并不能直接参加柠檬酸循环,必须在丙酮酸脱氢酶的作用下同时发生几种变化形成乙酰 CoA(acetyl CoA,乙酰辅酶 A)。这几种变化包括:① 被NAD^+氧化,脱掉两个氢,形成 $NADH+H^+$;② 脱去一分子 CO_2 形成一个二碳单位;③ 二碳单位与辅酶 A(CoA)结合,形成乙酰 CoA。辅酶 A 是维生素 B 族中一个成员的衍生物,乙酰 CoA 是一种高能化合物,它直接参与柠檬酸循环。每个进入糖酵解的葡萄糖分子产生 2 个乙酰 CoA。

$$\underset{\text{丙酮酸}}{CH_3COCOOH} + NAD^+ + CoA \cdot SH \longrightarrow \underset{\text{乙酰 CoA}}{CH_3CO \cdot S \cdot CoA} + CO_2 + NADH + H^+$$

乙酰 CoA 在柠檬酸循环中被氧化,产生 2 分子 CO_2 和许多 NADH 和 $FADH_2$。这个循环又称 Krebs 循环,是英国科学家 Hans Krebs 于 20 世纪 30 年代发现的,他还发现了其他循环式的代谢途径。

图 4.16 为柠檬酸循环的全部反应。柠檬酸循环的第一步是乙酰 CoA 与一个 C_4 酸——草酰乙酸(oxaloacetic acid)在一种酶的催化下合成为 C_6 酸——柠檬酸(citric acid)。C_6 酸经过一步脱羧反应和氧化还原反应产生一分子 CO_2 和一分子 NADH 并形成 C_5 酸——α-酮戊二酸(α-ketoglutaric acid);此酸再经过一步脱羧反应和氧化还原反应形成一个 C_4 酸——琥珀酸(succinic acid),同时还发生一次底物水平磷酸化,产生一分子 ATP。这时乙酰 CoA 中的 2 个碳已全部转变为 CO_2,同时其中的一部分能量已转变成了 NADH 和 ATP 中的能量。但琥珀酸中还有很多能量,在下两步氧化还原反应中又形成了 $FADH_2$ 和 NADH 各一分子。C_4 酸又变为草酰乙酸,下一轮的柠檬酸循环又可从头开始。FAD 是和 NAD^+ 类似的化合物,全名是黄素腺嘌呤二核苷酸(flavin adenine dinucleotide),其氧化型为 FAD,还原型为 $FADH_2$。

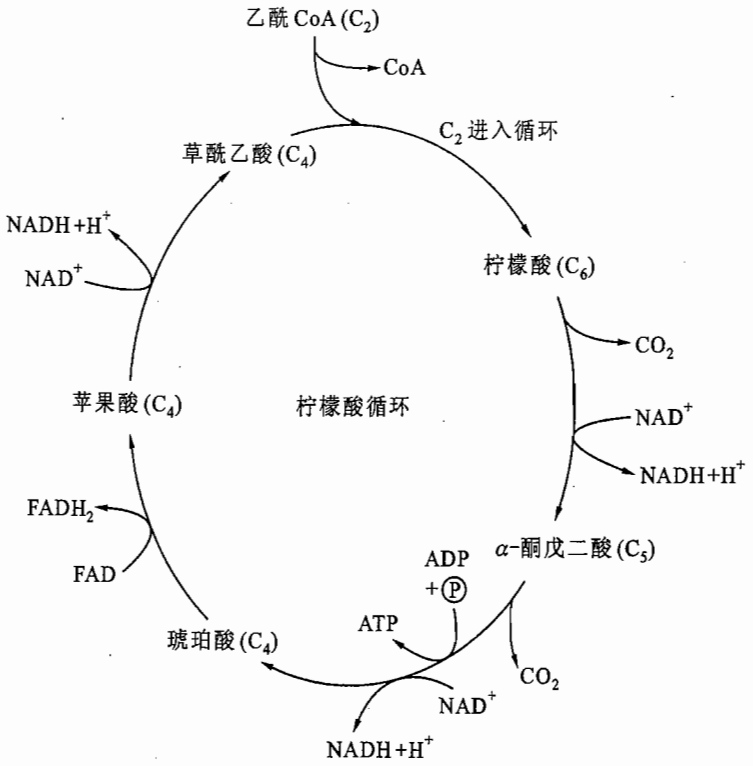


图 4.16 柠檬酸循环

柠檬酸循环的总反应可用下式表示：

$$CH_3CO \cdot CoA + 3NAD^+ + FAD + ADP + Pi \longrightarrow CoA \cdot SH + 2CO_2 + 3NADH + 3H^+ + FADH_2 + ATP$$

每一轮柠檬酸循环产生一个 ATP、3 个 NADH 和一个 $FADH_2$。一个葡萄糖分子产生 2 个乙酰 CoA，所以一个葡萄糖分子在柠檬酸循环中要产生 2ATP、6NADH 和 $2FADH_2$。与糖酵解相比，柠檬酸循环所产生的高能分子要多得多。

4.4.4 电子传递链和氧化磷酸化

糖酵解中产生了 NADH，尤其是柠檬酸循环中产生了很多 NADH，还有 $FADH_2$。这些都是还原型的高能化合物。在有氧条件下，NADH 和 $FADH_2$ 都是通过由电子载体所组成的电子传递链（electron transport chain）最终被 O_2 氧化（图 4.17）。这些电子载体都是一些专一的蛋白质，在真核生物细胞中，它们位于线粒体的内膜中。在原核生物的细胞中，它们位于质膜中。这些电子载体传递电子是有严格顺序的，前一个载体将电子传递给后一个载体，就是发生了一个氧化还原反应。前一个载体被氧化，后一个被还原。最后一个被还原的电子载体把电子传递给 O_2，形成 H_2O，其反应如下：

$$\frac{1}{2}O_2 + 2H^+ + 2e^- \longrightarrow H_2O$$

反应中的 $2H^+$来自于周围环境中。因为在脱氢酶所催化的反应中会产生 H^+，而 H^+在线粒体基质中可以自由移动。如图 4.17 所示，组成电子传递链的有 3 种蛋白质复合体，其中都有不止一种的电子载体，另外还有 2 种电子载体不在这 3 种复合体内。电子传递的每一步骤都释放能量，但只有经过这 3 种复合体的步骤释放能量较多，足以合成 ATP。这种在电子传递过程中合成 ATP 的反应，称为氧化磷酸化（oxidative phosphorylation），因为这是只有在有氧条件下才能发生的合成 ATP 的反应：

$$ADP + Pi \longrightarrow ATP$$

催化氧化磷酸化反应的酶是 ATP 合酶（ATP synthase）。ATP 合酶就是 ATP 酶（ATPase），它既催化 ATP 的水解反应，又催化 ATP 的合成反应。

电子传递链和 ATP 合酶都在线粒体膜中。由于内膜折叠成许多嵴，所以表面积很大，其中有许多条电

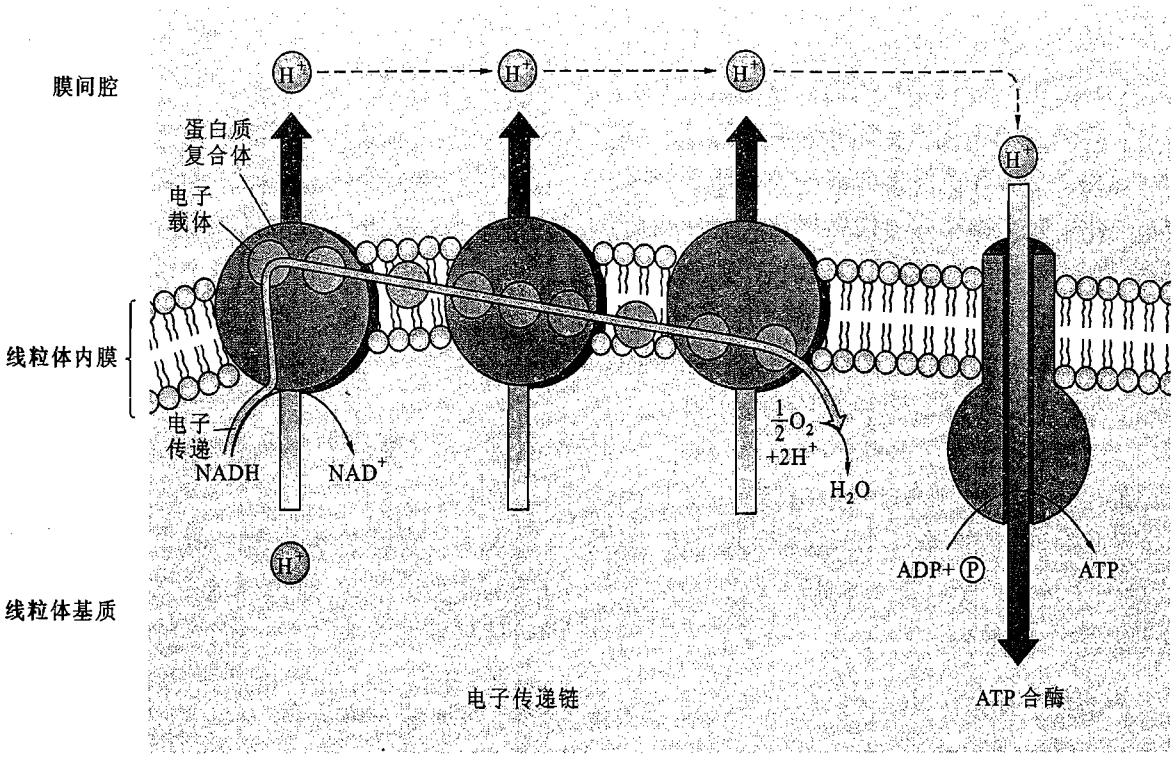


图 4.17 电子传递链及化学渗透示意图(引自 Campbell 等,2000)

子传递链和许多个 ATP 合酶,它们可以同时工作,因此内膜上可以同时合成许多个 ATP。

ATP 合酶怎样催化 ATP 的合成呢? 目前比较普遍接受的解释是通过所谓化学渗透(chemiosmosis)机制。

化学渗透假说的要点是认为在发生电子传递时释放出的能量使传递链中的蛋白质复合体将质子由内膜的内侧通过主动转运到达外侧,造成膜两侧的质子浓度梯度,外侧的质子浓度高而内侧的浓度低。这样就造成了一个跨膜的质子浓度梯度。

如图 4.17 所示,电子传递过程使得线粒体内膜两侧形成了质子梯度,但质子不能自由透过内膜,只有通过 ATP 合酶的质子通道才能进入膜内。膜两侧的质子梯度就是一种势能,一旦质子经过通道,这种势能就被 ATP 合酶用于合成 ATP。

现在再讨论一下底物水平磷酸化的机制。在糖酵解和柠檬酸循环中,各有一次底物水平磷酸化。这种磷酸化比化学渗透简单得多,而且与膜无关。这种磷酸化(图 4.18)其实只是酶将一种底物上的磷酸基团转移给 ADP。这种反应之所以能够发生是因为原来的底物结合磷酸基团的键比 ATP 中结合磷酸基团的键更不稳定。

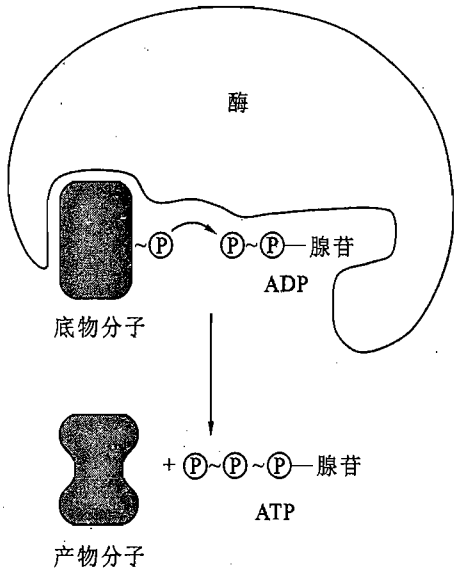


图 4.18 底物水平磷酸化示意图
(改绘自 Campbell 等,2000)

到此为止,我们可以计算一个葡萄糖分子经过有氧呼吸会产生多少个 ATP 分子了。

发生在细胞溶胶中的糖酵解和线粒体基质中的柠檬酸循环通过底物水平磷酸化,总共产生 4 个 ATP。糖酵解、乙酰 CoA 的形成和柠檬酸循环共产生 10 个 NADH 和 2 个 $FADH_2$。这些电子载体通过电子传递链

最多可以产生28个ATP,因为每个NADH最多可产生2.5个ATP,$FADH_2$最多可产生2个ATP。实际上所产生的ATP分子数因细胞而异,也因细胞的状态而不同,可能少于28。这样计算,细胞中葡萄糖的完全氧化最多可产生32个ATP。但是糖酵解发生于线粒体之外,NADH必须进入线粒体才能被氧化。有的细胞要利用相当于2个ATP的能量把2个NADH运入线粒体内,这样,所产生的ATP的总数就是30而不是32了。但是许多细胞利用的是不需利用能量的办法将NADH运入线粒体内,所以产生的ATP的总数仍是32。

总之,在有氧条件下,细胞呼吸中每氧化一分子葡萄糖,最多可产生30或32个ATP。这是个理论值,实际情况往往少于这个数字。在无氧条件下,柠檬酸循环和电子传递都不可能发生。

4.4.5 发酵作用

许多厌氧生物能在无氧条件下生活,在有氧条件下反而不能存活。有些生物既能在有氧条件下生活,又能在无氧条件下生活。酵母菌就是这样的生物。在有氧条件下,酵母菌通过需氧呼吸从每个葡萄糖分子获取32个ATP,像大多数生物一样。但是在无氧时,它们也能靠每个葡萄糖分子供应2分子ATP生活,不过在这种情况下不能繁殖。酵母菌在无氧条件下只能进行糖酵解,糖酵解除产生2ATP外,还将NAD^+还原成NADH。但是细胞中NAD^+的含量有限,酵母菌必须将NADH再氧化为NAD^+,才能使糖酵解继续进行下去。酵母菌利用丙酮酸氧化NADH,这时丙酮酸转变为CO_2和乙醇(酒精)。这种过程称为乙醇发酵(alcoholic fermentation),如图4.19所示。

乙醇发酵的产物乙醇中仍含有许多能量,在有氧条件下可继续被利用。在无氧条件下,乙醇就积累起来,但乙醇对酵母是有毒的,积累到一定浓度酵母菌就会死亡。

图4.19中还有另一种发酵作用,乳酸发酵(lactic acid fermentation),这时发酵产物不是乙醇而是乳酸。乳酸发酵中ATP的产量和糖酵解中一样,所形成的乳酸仍为三碳化合物,和丙酮酸一样。

乙醇发酵和乳酸发酵都有重要用途。制酒的原理就是利用酵母菌进行乙醇发酵。发酵罐是密闭的,空气不能进去,但有CO_2的出口。制作酸菜、酸奶、奶酪就是利用乳酸菌进行乳酸发酵。

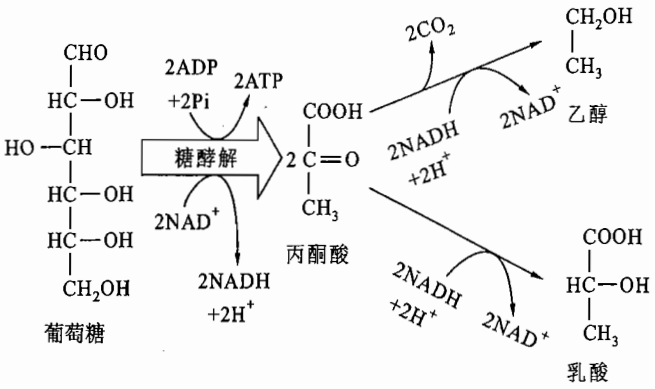


图4.19 乙醇发酵和乳酸发酵

人体内也会发生乳酸发酵。例如,剧烈运动或进行强体力劳动时,肌肉细胞中氧的供应不足,就会通过乳酸发酵获取ATP。所产生的乳酸则被血流带入肝脏,并在该处被氧化成丙酮酸。植物在无氧情况下也会发生发酵作用,例如,成熟的大苹果中除有香气外,也会有乙醇的气味,就是因为氧供应不足,其中发生了乙醇发酵。被水淹没的植物根中,也可能进行发酵作用。但植物只能利用发酵作用维持短时期的生命。

如前所述,有些微生物只能生活在无氧环境中,例如,生活在土壤深处或海底的某些微生物,氧气对它们是有毒的。这些生物是专性厌氧生物(obligate anaerobe)。酵母菌和寄生在人的肠道中的大肠杆菌等是兼性厌氧生物(facultative anaerobe),它们既可利用发酵作用又可通过需氧呼吸获取能量。

4.4.6 各种分子的分解和合成

细胞呼吸的主要底物是葡萄糖,但是食物中并不存在多少游离的葡萄糖。食物中的主要成分是多糖、脂肪和蛋白质。我们获得能量的主要来源是淀粉和一些双糖(如蔗糖)以及脂肪和蛋白质。

图4.20为细胞中各种分子被分解以及产生ATP的过程。食物中的多糖和其他糖类都会转变成葡萄糖而参与糖酵解。消化管中的酶会将淀粉水解,产生葡萄糖,葡萄糖被运入细胞后通过糖酵解和柠檬酸循环被分解。肝和肌细胞中贮藏的糖原也会被水解成葡萄糖。

蛋白质也可被用作能量来源。这时它们首先被分解为氨基酸。一般情况下,细胞是利用大部分来自食物的蛋白质中的氨基酸合成其自身的蛋白质。但是多

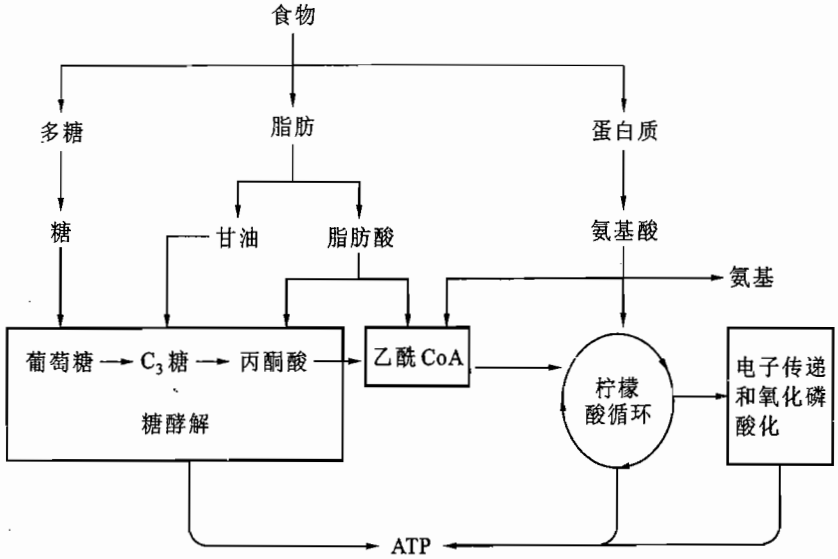


图 4.20 各种食物分子的分解

余的氨基酸也可被转化成其他化合物。这时氨基酸中的氨基或是用于合成别的化合物，或是发生脱氨作用而以尿的形式从尿中排出体外。氨基酸去掉氨基后就转变为丙酮酸、乙酰 CoA 或柠檬酸循环中的一种酸，最终进入该循环。

脂肪是含能最多的分子，因为其中氢原子最多，也就是高能的电子最多，所以氧化时产生的 ATP 也最多。细胞先将脂肪水解为脂肪酸和甘油（图 4.20），然后使甘油转变为糖酵解的中间产物甘油醛-3-磷酸。脂肪酸则转变为乙酰 CoA，然后参与柠檬酸循环。经过这样的变化，1 g 脂肪所产生的 ATP 相当于 1 g 淀粉所产生 ATP 的 2 倍以上。

食物中的所有的分子并不是都用于氧化而产生 ATP。食物也是细胞用于生物合成的原料，因为细胞要不断合成自己的分子以进行生长和必要的修复工作。有些存在于食物中或由食物直接转化而成的分子可以直接被细胞利用。例如，氨基酸就可以直接用于细胞中蛋白质的合成。不过，细胞还需要许多不存在于食物中或可由食物直接产生的分子，这就要以糖酵解和柠檬酸循环的中间产物为原料进行合成。

图 4.21 就是细胞利用糖酵解和柠檬酸循环中的某些小分子为原料，进行 3 大类生物大分子合成的示意图。这些途径都要消耗 ATP，而不是产生 ATP。可以看出，图 4.21 其实就是图 4.20 的逆转，不过其中某些途径的细节可能不一样。特别应该注意葡萄糖的合成并不是糖酵解的逆转，虽然有些关键的中间产物是相同的。

代谢作用是生命现象的核心，它有两个方面：一个是细胞呼吸，是从食物中收集能量的过程；另一个是各种生物合成途径，是建造细胞的各种成分的过程。这两个方面既有明显的区别，又有非常密切的关系。然而归根到底，生物所利用的能量最终都来自有机化合物，而能够利用 CO_2 和 H_2O 制造有机化合物的唯一过程是光合作用。

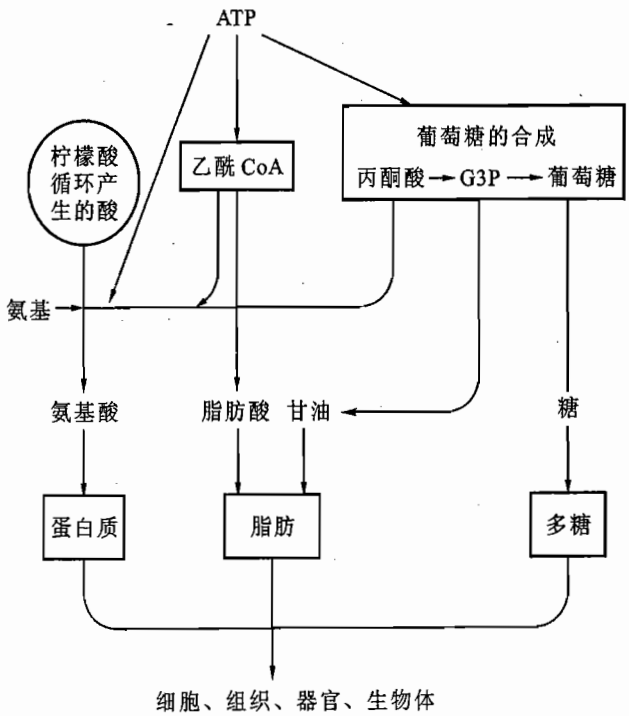


图 4.21 生物大分子合成示意图

4.5 光合作用

4.5.1 光合作用引论

1. 光合作用的发现

17 世纪以前，普遍认为植物生长所需要的物质全部来自土壤。17 世纪中叶，比利时的一位医生 Jan Baptista van Helmont 对此产生怀疑，便将一株小柳树进行盆栽，只浇水。5 年后柳树长大，重量（质量）增加了约 75 kg，而土壤的重量只减少了约 60 g。于是他得出了正确的结论，即植物生长所用的物质主要不是来自土壤，但是他却错误地认为植物体重的增加主要是由于吸收了水。

18 世纪 70 年代，英国的牧师兼化学家普里斯特利（Joseph Priestley）发现在密闭玻璃瓶中燃着的蜡烛本来会很快熄灭，但若在瓶中放一枝薄荷，蜡烛便会继续燃烧。他得出结论说，这是因为燃着的蜡烛会使空气“恶化”，而薄荷枝条却能使空气“净化”。但是他并不能多次重复他的实验，也就是说植物并不总是能够使空气“净化”。

后来，荷兰医生 Jan Ingenhousz 在普里斯特利实验的基础上进行了多次实验，最后发现普里斯特利实验有时成功有时失败的原因在于光。只有植物的绿色部分受到光的照射时，才能“净化”被蜡烛“恶化”了的空气。

以上 3 位科学家是光合作用研究的先驱，一般以普里斯特利为光合作用的发现者。但是对光合作用的深入认识，直到 20 世纪初才开始。光合作用（photosynthesis）所利用的原料是空气中的 CO_2 和土壤中的水，能源是太阳光。其总反应式如下：

$$CO_2 + H_2O \xrightarrow{光能} (CH_2O) + O_2$$

式中，(CH_2O) 代表糖。

对于光合作用的许多细节，只是近数十年才逐步认识。例如，光合作用所释放的 O_2，究竟是来自水，还是来自 CO_2，在 20 世纪 40 年代才弄清楚。那时已经生产了 ^{18}O，可以用 ^{18}O 标记的 H_2O 和 CO_2 进行实验。结果发现，只有供给 $H_2{}^{18}O$ 时，光合作用释放的氧才是 $^{18}O_2$，如下式所示：

$$6C^{18}O_2 + 12H_2O \longrightarrow C_6H_{12}{}^{18}O_6 + 6H_2{}^{18}O + 6O_2$$

$$6CO_2 + 12H_2{}^{18}O \xrightarrow{光} C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + 6{}^{18}O_2$$

所以光合作用的总方程式，如果以葡萄糖为产物，就应该每 6 分子 CO_2 要和 12 分子水发生反应；如果以 (CH_2O) 代表糖，则应为

$$CO_2 + 2H_2O^* \xrightarrow{光} (CH_2O) + H_2O + O_2^*$$

2. 光合作用概述

光合作用是地球上最重要的化学过程，因为它为绝大多数生物——植物、动物、原生生物、真菌和细菌提供食物。

所有能够进行光合作用的生物都是自养生物（autotroph），所有依靠光合作用产物生活的生物都是异养生物（heterotroph）。自养生物是生物圈中的生产者（producer）。

能够进行光合作用的生物不仅有植物，藻类（光合原生生物）和光合细菌也能进行光合作用，它们都是非常重要的生产者。

如前所述，植物和藻类细胞中，进行光合作用的细胞器是叶绿体。植物的叶绿体主要分布在叶肉细胞中，但其他细胞中也可能有叶绿体。每个叶肉细胞有许多个叶绿体。图 3.13 有叶绿体切面的透射式电镜照片，由图可见叶绿体也像线粒体一样，有两层膜——内膜和外膜——内膜里面充满了浓厚的液体，称为基质（stroma），悬浮在基质中的是许多个类囊体（thylakoid）。类囊体是由膜形成的碟状的口袋。许多个类囊体叠在一起形成基粒（grana）。组成类囊体的膜称为光合膜（photosynthetic membrane），叶绿素及其他色素，还有将光能转变为化学能的整套蛋白质复合体都存在于光合膜中。

光合作用也像细胞呼吸一样，是一个氧化还原过程。就其总反应而言，光合作用恰好是细胞呼吸的逆转。如前所述，细胞呼吸是将糖氧化为 CO_2：

$$\overset{\text{氧化}}{\overbrace{\phantom{C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6H_2O \longrightarrow 6CO_2}}}\ C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6H_2O \longrightarrow 6CO_2 + 12H_2O\ \overset{\text{还原}}{\underbrace{\phantom{C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6H_2O \longrightarrow 6CO_2}}}$$

光合作用正好相反，是将 CO_2 还原为糖，将 H_2O 氧化为 O_2：

$$\overset{\text{还原}}{\overbrace{\phantom{6CO_2 + 12H_2O \longrightarrow C_6H_{12}O_6}}}\ 6CO_2 + 12H_2O \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6H_2O\ \overset{\text{氧化}}{\underbrace{\phantom{6CO_2 + 12H_2O \longrightarrow C_6H_{12}O_6}}}$$

细胞呼吸是一个放能反应，细胞利用的就是该反应所释放出的能量。但光合作用是一个吸能反应，它必须利用太阳光能才能把 CO_2 转变为糖，并将能量贮存在糖分子内。

细胞呼吸是分许多步骤进行的，如前所述。光合作用是比细胞呼吸更为复杂的反应，当然不是像上列方程式所表示的那么简单的反应。

光合作用是分两个阶段进行的，第一个阶段称为光反应(light reaction)，包括许多步骤，主要是将光能变成化学能并产生氧气；第二个阶段也包括许多反应，称为碳反应(carbon reaction)，包括许多个步骤，主要是卡尔文循环(Calvin cycle)。以前一般称这一阶段为暗反应以区别于光反应。但暗反应一词并不准确，因为这些反应也必须在光下进行，只是不需要光直接参加而已。

图 4.22 表示光合作用中光反应和碳反应之间的关系。光反应发生在类囊体膜中，其中的叶绿素分子吸收光能，类囊体膜中的一整套蛋白质(酶)利用这种能量推动 $NADP^+$ 的还原，形成 NADPH。$NADP^+$ 是和 NAD^+ 同一类的电子载体，只是比 NAD^+ 多一个磷酸基团。NADPH 和 NADH 一样，都是高能分子。类囊体膜中的蛋白质还会利用所吸收的光能推动 ADP 和磷酸根合成 ATP。光能转变成的化学能就暂时贮存在 NADPH 和 ATP 中。关于光反应的细节，将在下文讨论。

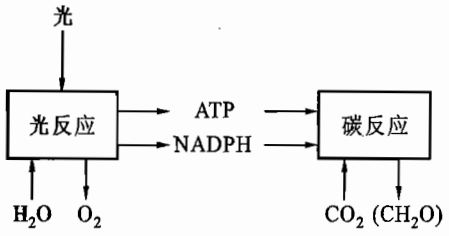


图 4.22 光合作用的光反应和碳反应之间的关系

光反应中并不产生糖，糖是在碳反应中产生的，碳反应发生在叶绿体的基质中。CO_2 只在碳反应中才进入卡尔文循环，最终形成糖。碳反应并不直接需要光，但在大多数植物中，只有在白天有光反应发生时才产生糖。因为只有在光下才有源源不断的 NADPH 和 ATP 的供应。而 NADPH 和 ATP 被利用后，就变回为 $NADP^+$、ADP 和 Pi(磷酸根)，它们立即进入类囊体膜，参加光反应。这种周转也只有在光下才能够发生。因为细胞中 $NADP^+$ 和 ADP 的总量有限，只有它们不断周转才能保证光合作用的正常运行。

4.5.2 光反应

1. 叶绿素对光的吸收

光是一种电磁波，在空间以波浪形式前进。我们向水中投掷一块石子，就会形成四散开去的水波。水波不断前进，其中相邻的 2 个波的波峰之间的距离就称为波长。太阳光是由波长非常不同的光组成的，可见光只是其中极小的一部分。与光合作用有关的只是可见光，因为在光合作用中起作用的色素——叶绿素(chlorophyll)只吸收可见光。叶绿体中的叶绿素有两种：叶绿素 a 和叶绿素 b。图 4.23 为叶绿素 a 和叶绿素 b 的吸收光谱。吸收光谱是一种物质对不同波长光的吸收率。如图所示，叶绿素 a 吸收可见光中的蓝紫光和红光，呈草绿色；叶绿素 b 主要吸收蓝光和橙色光，呈黄绿色。因为这两种色素都不吸收绿光，而叶片中的色素又以它们为主，所以太阳光中的绿光或者被叶片反射，或者透射过叶片，所以植物的叶子呈现绿色。

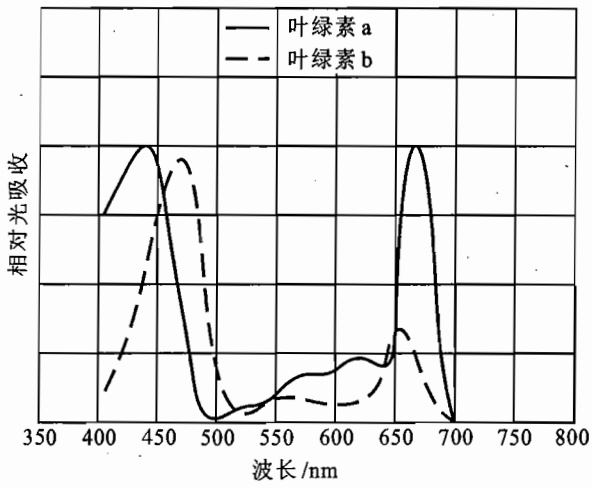


图 4.23 叶绿素 a 和 b 的吸收光谱

直接参与光合作用的色素只有叶绿素 a，叶绿素 b 吸收的光要传递给叶绿素 a 后才能在光合作用中被利用，所以叶绿素 b 称为辅助色素。叶绿体中除含有叶绿素外，还含有其他橙黄色的色素，称为类胡萝卜素(carotenoid)。类胡萝卜素有许多种，其中最多的一种称为叶黄素(xanthophyll 或 lutein)。类胡萝卜素所吸

收的光也可以传递给叶绿素 a，所以它们也是辅助色素。类胡萝卜素虽不直接参加光合作用，但是它们有保护功能，即在强光下吸收并耗散多余的光能，否则光可能破坏叶绿素。

光除去具有波动性外，还有粒子性，也就是说光的行为也像极小的能量“颗粒”一样，这种“颗粒”称为光子(photon)。不同波长的光，其光子所带的能量多少不同。每种波长的光，其光子中的能量是固定的。波长越短，光子中的能量越多。例如，紫光的光子中所带的能量约为红光的光子中的两倍。

色素吸收光的实质是色素分子中的一个电子得到了光子中的能量。这时这个电子从基态进入激发态，成为一个激发的电子，或者说高能电子。所以叶绿素分子吸收光子的一刹那，光子的能量已经变为电子的能量，也就是已经变成了化学能。

色素分子的激发态极不稳定，几乎形成后立即变回为基态。叶绿素分子的激发态寿命至多只有 10^{-8} s。当叶绿素分子从激发态回到基态时，其所吸收的光能便以热的形式向周围发散或转变成荧光(fluorescence)。存在于溶液中的叶绿素在光下产生暗红色的荧光。将叶绿素溶液背着光观察，便可清晰地看到这种荧光。图 4.24 为叶绿素在溶液中被光激发后产生荧光和热的示意图。

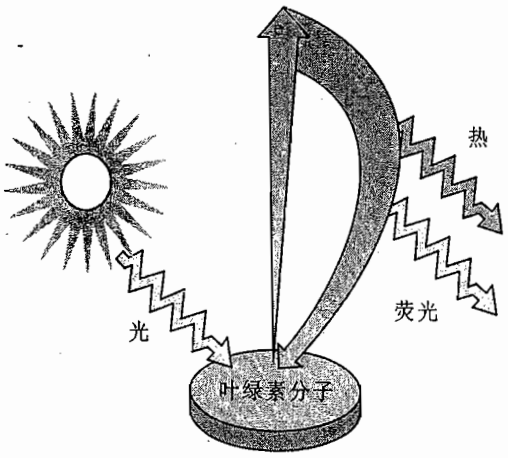


图 4.24 溶液中叶绿素发出荧光(改绘自 Campbell 等，2000)

2. 光系统

如上所述，叶绿素分子吸收光后瞬间即变回为基态，那么光合作用中光能如何转变为 NADPH 和 ATP 中的化学能呢？奥妙在于光合膜中的奇妙装置——光系统(photosystem)。

光系统是由许多种分子组成的，其中有叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素类色素、几种蛋白质分子和光合作用的原初电子受体。每个光系统中有 200 ~ 300 个叶绿素分子，但是其中只有一个叶绿素 a 分子能将激发的电子传递给原初电子受体。这个叶绿素 a 分子和原初电子受体，以及少数蛋白质分子就是作用中心。在作用中心内被光激发的叶绿素分子将一个电子传递给原初电子受体，使后者被还原。这就是光合作用中最初的一幕，图 4.25 就是这一幕的示意图。以后的反应就是原初电子受体将电子传递给其他电子载体。作用中心以外的所有各种色素分子，包括叶绿素 a 在内，其作用都是将所吸收的光能传递给作用中心的叶绿素 a 分子。所以这些色素分子统称为天线色素。应该指出，光系统中的所有色素分子都是与特定的蛋白质结合的，没有这些蛋白质，不可能组成光系统。

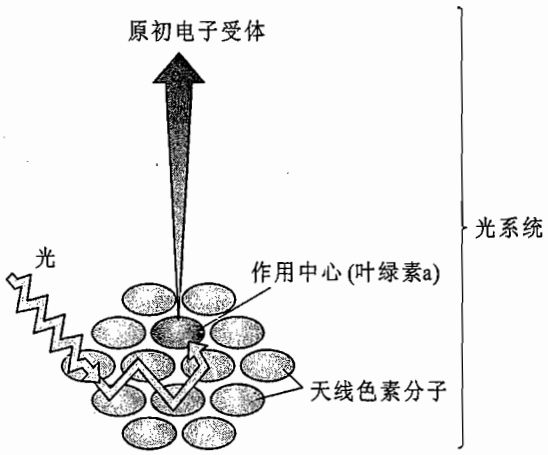


图 4.25 光系统中能量的传递和作用中心中叶绿素 a 的激发(改绘自 Campbell 等，2000)

总起来说，光系统是由 3 个部分组成的，作用中心、天线色素和几种电子载体。这 3 个部分中都有特定的蛋白质，光系统之所以能在瞬间就抓住激发电子，不使它回到基态去，关键就在于这些蛋白质分子的精巧排列。

现在已经充分证明，叶绿体中有两类光系统，依其发现的先后，分别名为光系统Ⅰ和光系统Ⅱ。光系统Ⅰ中的作用中心内的叶绿素 a 称为 P700，因为它与特定的蛋白质结合，其光吸收高峰在 700 nm，在红光区内。同样，光系统Ⅱ中的叶绿素 a 称为 P680，因为其

吸收高峰在 680 nm,680 nm 也在红光区,不过稍稍偏向黄橙光。

光合膜中有许多个光系统,它们分别组成多个电子传递链,将在下面详述。目前已将光系统Ⅰ和光系统Ⅱ的作用中心分离出来,对它们的详细结构也有了相当的了解。

3. 光合电子传递链

图 4.26 为光合电子传递链示意图。从左边的光系统Ⅱ开始,P680 被光激发后产生高能电子,这样 P680 本身就失去了一个电子而成为电子受体,即氧化剂。这种氧化剂足以将 H_2O 氧化成为 O_2,于是 H_2O 便产生了 2 个 H^+和 2 个电子,电子回到 P680。高能电子被原初电子受体所接受,并通过一系列电子载体而传递给光系统Ⅰ的 P700。这种传递过程是能量递降的,电子每从一个载体传递到下一个载体时都会丢失一部分能量,其中有一些能量就形成了 ATP 中的能量。这个传递链中的每一步反应都是氧化还原反应,像呼吸链中的反应一样。当电子从光系统Ⅱ传递到光系统Ⅰ的 P700 时,能量水平已经不高了,不足以还原 $NADP^+$,这时被光激发的 P700 又产生另一个高能电子,其能量水平比光系统Ⅱ中所产生的高能电子还高,于是电子传递继续进行,直到将 $NADP^+$ 还原为NADPH。

光系统Ⅰ和光系统Ⅱ的合作可以比作两个人的合作(图 4.27),第一个人将球打到一定高度,使球向下滚动。当球滚到一个低位时,另一个人再将球打到更高的位置,球继续向下滚动,到达某一个高处。

这个电子传递链中每形成一个 NADPH 分子,需要有一个水分子被氧化,产生 1/2 个 O_2 分子和 $2H^+$ 和 $2e^-$:

$$H_2O \longrightarrow \frac{1}{2}O_2 + 2H^+ + 2e^-$$

这 2 个电子和 2 个质子正是 $NADP^+$ 还原为 NADPH所需要的:

$$NADP^+ + 2e^- + 2H^+ \longrightarrow NADPH + H^+$$

电子从光系统Ⅱ传递到光系统Ⅰ时,所释放的能量较多,足以供 ATP 的合成之用。从光系统Ⅰ到 $NADP^+$时,所释放的能量太少,不足以形成 ATP,但这一步骤所产生的 NADPH 却是高能分子,其所含能量为 ATP 的数倍。

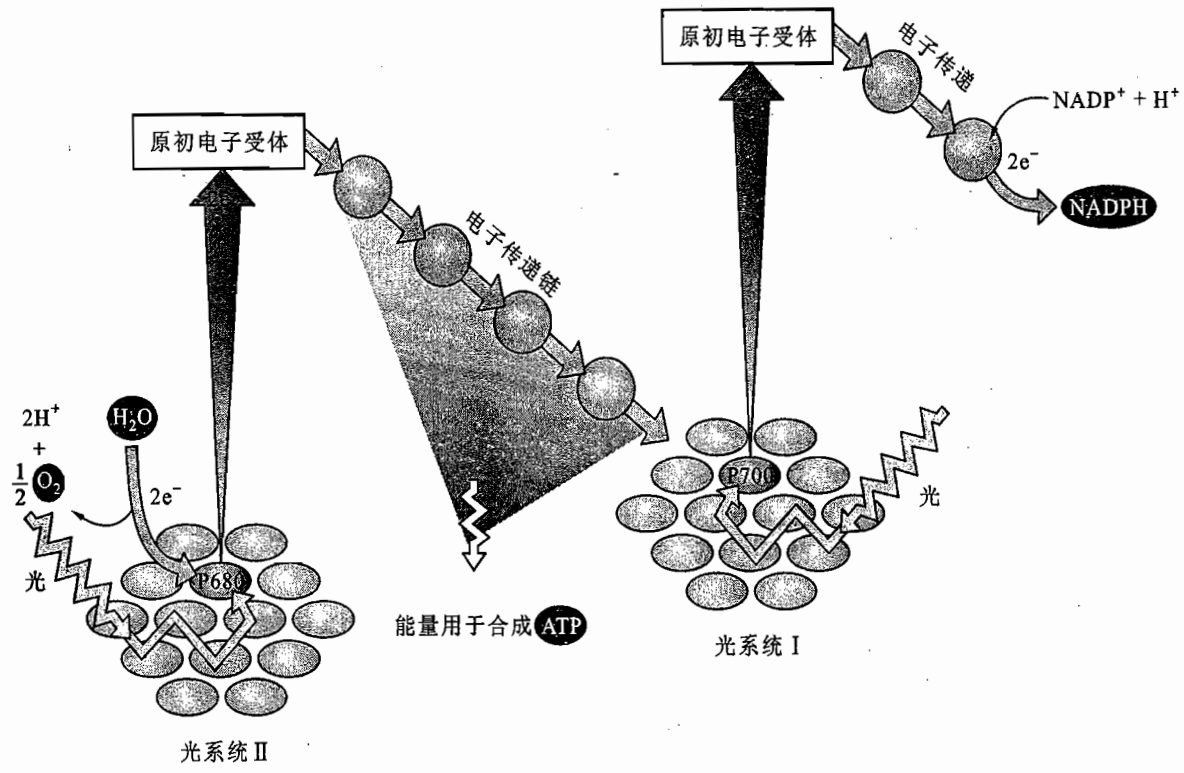


图 4.26 光合电子传递链

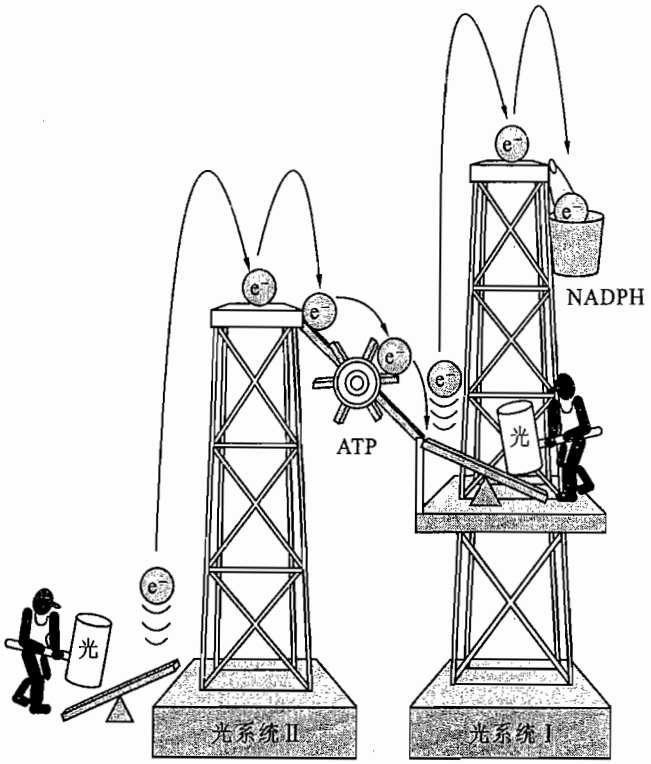


图 4.27 光系统Ⅰ和光系统Ⅱ的协作(引自 Campbell 等,1999)

综上所述,光合电子传递链运行的产物是 O_2、ATP 和 NADPH。O_2 是光合作用的副产物,大气中的 O_2 就来自于光合作用。NADPH 和 ATP 是 CO_2 还原为糖所必需的,我们食物中的能量,归根到底,就是来自于这里的 NADPH 和 ATP。

如上所述,光合电子传递链运行过程中会产生 ATP,这种合成 ATP 的过程称为光合磷酸化(photophosphorylation),其作用机制和氧化磷酸化类似。就是电子传递过程中所产生的能量将质子从叶绿体基质中运至类囊体腔内,造成一个质子梯度。质子不能自由通过类囊体膜,只有通过膜中的 ATP 合酶,才能顺浓度梯度到达叶绿体基质中。H^+流经 ATP 合酶便会引起 ATP 的合成,与线粒体中的情况一样。光合膜中的 ATP 合酶在结构上和作用机制上都和线粒体膜中的非常相似。图 4.28 综合了光合膜中电子传递链和光合磷酸化的运转情况。注意其中 O_2 的释放和NADPH及ATP形成的部位。至于这种部位的分布,有什么重要意义,下节自明。

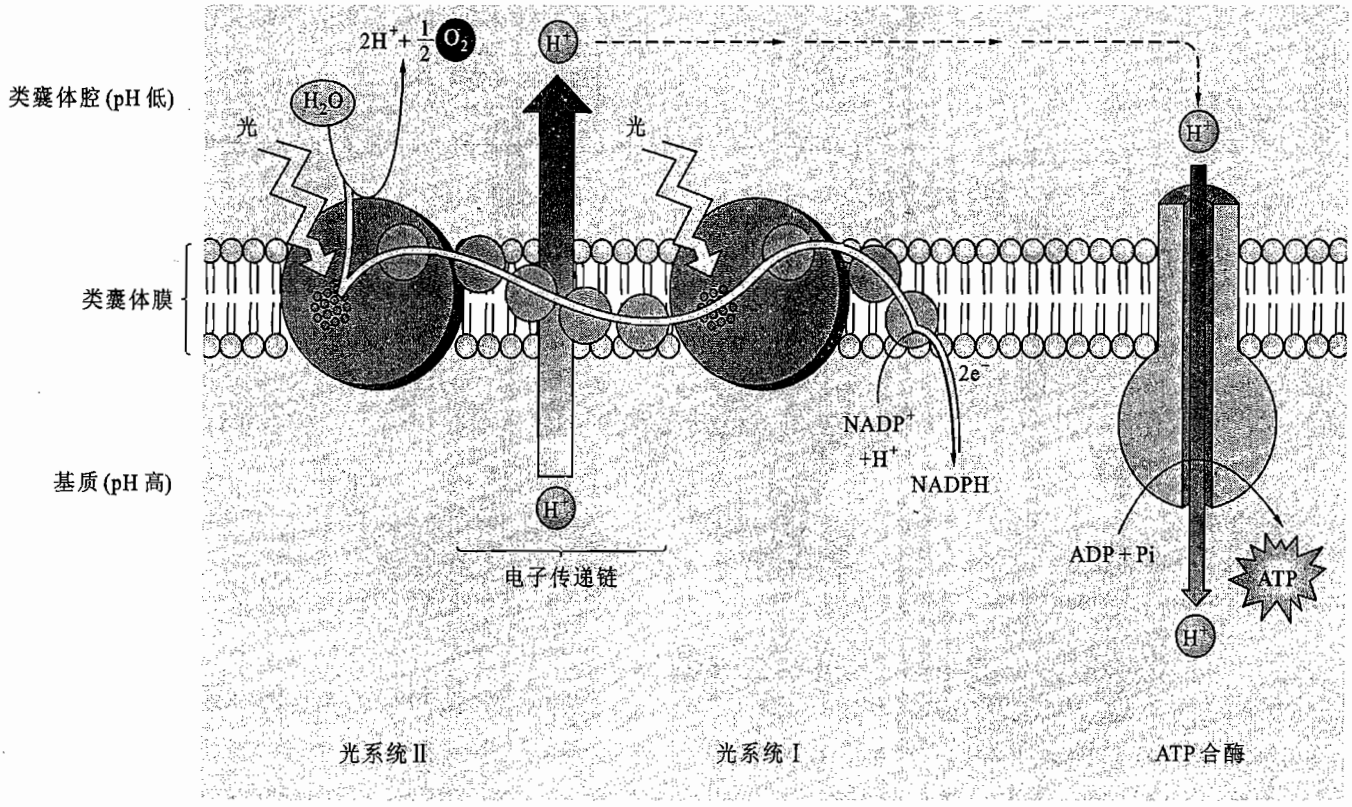


图 4.28 光合膜中的电子传递链和光合磷酸化作用(引自 Campbell 等,2000)

4.5.3 碳反应

1. 光合碳还原循环

光合碳还原循环又称卡尔文循环,因发现这一循环的科学家卡尔文(M. Calvin)而得名,该科学家为此获得了诺贝尔化学奖。卡尔文循环是叶绿体中由 CO_2 产生糖的途径,存在于几乎所有光合生物中。

简言之,卡尔文循环就是将 CO_2、ATP 和 NADPH 转变为磷酸丙糖的复杂生化反应。CO_2 是这个循环的唯一原料,NADPH 和 ATP 是供应能量的,反应完毕后,它们又变回为 $NADP^+$、ADP 和 Pi(磷酸根)。丙糖磷酸是唯一的产物,以后会转变为各种糖类。

CO_2 怎样转变成 3 个碳的丙糖呢? 图 4.29 是 Calvin 循环的大意。这个循环可分为 3 个阶段:① CO_2 固定;② 氧化还原反应;③ RuBP 的再生。

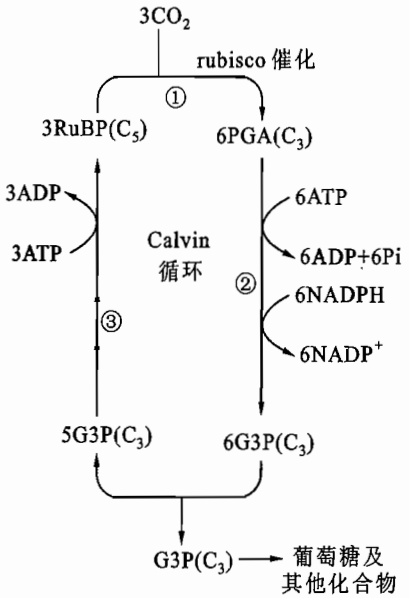


图 4.29 卡尔文循环示意图

第 1 个阶段是 3 分子核酮糖二磷酸(ribulose bisphosphate,RuBP)固定 3 分子 CO_2,形成 6 分子 3-磷酸甘油酸(3-phosphoglyceric acid,3-PGA),催化这一反应的酶是核酮糖二磷酸羧化酶/加氧酶(RuBP carboxylase/oxygenase),简称为 rubisco。这个反应实际上是一个羧化反应,使一个五碳糖变成了 2 个三碳的糖酸。

第 2 个阶段是卡尔文循环中利用能量最多的反应:三碳的糖酸(3-PGA)被还原成三碳糖,即甘油醛-3-磷酸(glyceraldehyd-3- phosphate,G3P)。这时糖已经形成,光合作用中合成糖的过程实际上已经完成,以后的变化就是 G3P 如何转变为葡萄糖等己糖和各种多糖如淀粉。这些反应已不属于卡尔文循环了。

第 3 个阶段是 RuBP 的再生,这个阶段包括许多个反应,简言之,就是 5 个三碳糖(G3P)变成了 3 个五碳糖(RuBP)。RuBP 的再生需要 ATP。

卡尔文循环的总变化是 3 分子 CO_2 消耗 6 分子 NADPH 和 9 分子 ATP,形成一分子 G3P。这些 NADPH和 ATP 都来自于光反应。卡尔文循环中利用 NADPH 和 ATP 后所产生的 $NADP^+$和 ADP 又回到类囊体中,在光反应中再形成 NADPH 和 ATP。如图 4.30所示。

卡尔文循环在叶绿体基质中发生,全部有关的酶都存在于基质中。光合作用的产物 G3P 也在叶绿体基质中被利用或转变为其他化合物。

光合作用的产物不仅是植物本身的细胞呼吸和其他生命活动的物质来源,而且是全世界几乎所有其他生物的食物来源。全地球的光合产物每年有数十亿吨,不仅是我们吃的有机物,就是我们消耗的绝大部分能量最终也是通过光合作用来自太阳光的。

2. C_4 植物和光呼吸

陆地上的植物分布在除南极洲外的所有各洲,它们适应于各式各样的环境条件。这些适应方式中有一种便是在不同环境下以不同的方式固定 CO_2,同时尽可能地节省水。

上面所讲的直接利用空气中的 CO_2 进行光合作用的植物称为 C_3 植物,因为 CO_2 固定的最初产物是一个三碳化合物——3-磷酸甘油酸。许多重要的作物,例如水稻、小麦、大豆以及许多种果树和蔬菜,都是 C_3 植物。C_3 植物有一个共同的问题,就是在干旱、炎热的日子里,气孔会关闭,CO_2 不能到达叶绿体。所以气候干燥时 C_3 植物会减产。

对于植物而言,关闭气孔是一种适应现象,因为这样就可减少水分的损失。但是关闭气孔也会阻止 CO_2 进入叶片和 O_2 逸出叶片。其结果是叶内 CO_2 很少,而光合作用的光反应所释放的 O_2 又在叶内积累。卡尔文循环中的第一个酶rubisco有一个特点,就是能够固定 O_2 所以称为加氧酶。在 CO_2 很少而 O_2 很多的情况下,这种固定 O_2 的作用非常显著,其结果是产生一种二碳化合物,然后植物细胞又将这种二碳化合物

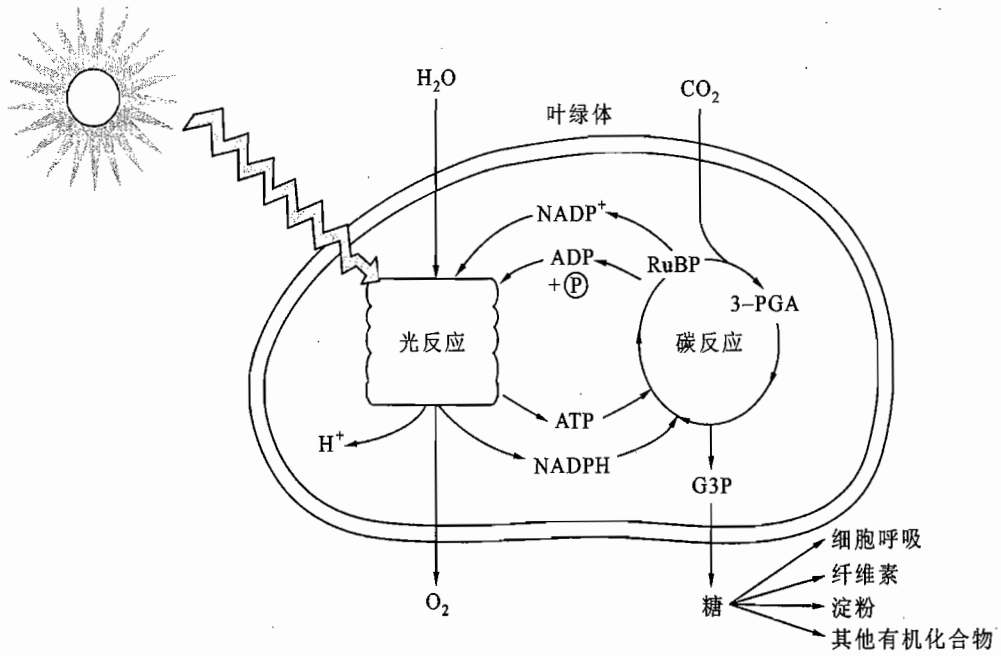


图 4.30 光合作用全过程

分解为 CO_2 和水。这种作用名为光呼吸(photorespiration)(图 4.31a)。光呼吸的结果不是产生糖,而是使细胞中已有的糖转变成 CO_2,像细胞呼吸一样。但是光呼吸又不像细胞呼吸那样能够产生 ATP。

有一类植物与 C_3 植物不同,它们有特殊的适应特性,能够节省水和防止光呼吸。这类植物称为 C_4 植物(图 4.31b)。当气温高而干燥时,C_4 植物将气孔关闭,减少水分的蒸发,但同时却能继续利用日光进行光合作用。原因是 C_4 植物中第一个固定 CO_2 的酶不是 rubisco,不能固定 O_2。这种酶存在于一种不发生卡尔文循环的细胞中,它将 CO_2 固定在一种 C_4 化合物中,并且在 CO_2 很少的情况下也能固定 CO_2。这种 C_4 化合物能够转移到相邻的细胞中去并释放 CO_2,参与卡尔文循环。所以 C_4 植物在气孔关闭的情况下仍能进行光合作用。玉米、高粱、甘蔗都是 C_4 植物,它们都起源于热带,适于在高温、干燥和强光的条件下生长。

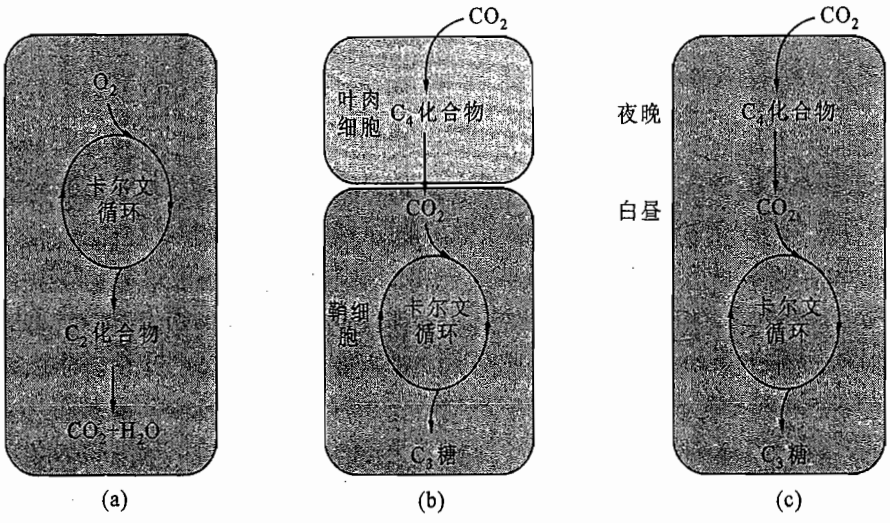


图 4.31 光呼吸(a)、C_4 光合作用(b)和 CAM 光合作用(c)

还有一种固定 CO_2 和节省水的光合作用。菠萝、仙人掌和许多肉质植物都进行这种类型的光合作用。这类植物统称为 CAM 植物(图 4.31c)。CAM 植物特别适应于干旱地区,其特点是气孔夜间张开,白天关闭。夜间 CO_2 能够进入叶中,也被固定在 C_4 化合物中,与 C_4 植物一样。白天有光时则 C_4 化合物释放出的 CO_2,参与卡尔文循环。CAM 一词来源于景天酸代谢(crassulacean acid metabolism),景天属植物是一大类肉质植物,CAM 途径就是首先在这类植物中发现的。

CAM 光合作用的效率不高,利用这种途径的植物可以在荒漠中、酷热的条件下存活,但生长很缓慢。

4.5.4 环境因素影响光合作用

环境条件对光合作用影响极大,上面提到的 C_4 植物和 CAM 植物就是光合作用对特殊环境条件的适应。

影响光合作用最大的环境因素有 3 种:光强度、温度和 CO_2 浓度。光强度对光合作用的影响如图 4.32。这种曲线称为光合作用的光曲线。从这条曲线可以看出,光强度并不需要达到全日照的强度,光合速率即已趋于平稳,也就是达到了光饱和点(光合速率是单位时间内单位叶面积的光合作用活动)。达到光饱和点时,光反应已达到了最大的速率,再增加光强度并不能使光合速率增加。

图 4.33 表示的是温度对光合作用的影响。这种影响和温度对酶活性的影响类似。温度增高会使生化反应的速率增高,但光合器官,包括其中的各种酶对温度很敏感,所以温度高于 25 ℃左右时速率就会下降。二氧化碳浓度的增加会使光合作用加快。但当 CO_2 浓度增加至一定程度时,便达到饱和,和光强度对光合作用的影响类似。

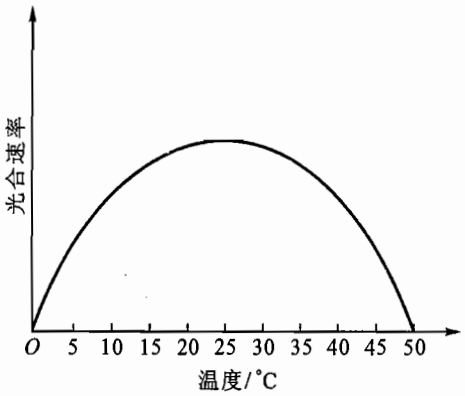


图 4.33 温度对光合作用的影响

这三种环境因素是相互作用的,要考虑它们的综合影响。图 4.34 就是光、CO_2 和温度对光合作用的综合影响。当 CO_2 浓度或温度高时,光合作用的光饱和点就提高,反之就下降。例如,当温度低时,即使光很充足,植物的生长也不可能快。仙人掌类植物在热带森林不能生长,因为虽然温度足够高,可是它们得不到充足的阳光。

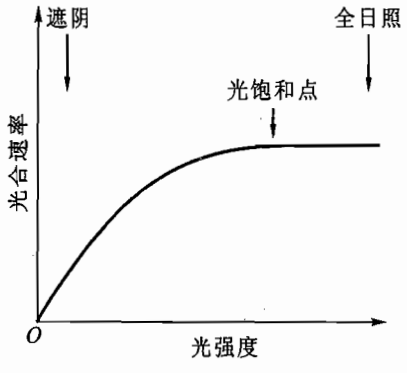


图 4.32 光合作用的光曲线

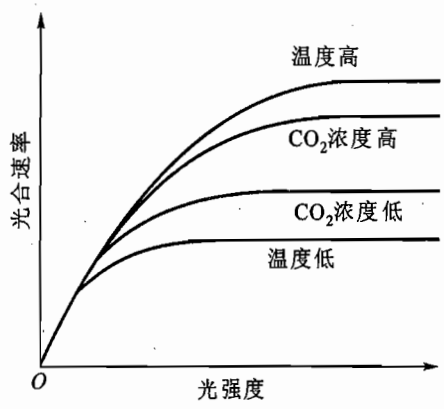


图 4.34 环境因素对光合作用的综合影响

思考题

1. 人体的细胞不会用核酸作为能源。试分析其理由。
2. 乳糖酶催化的是乳糖水解为半乳糖和葡萄糖的反应。某人进行了两项实验。第一项是用不同浓度的酶作用于10%的乳糖溶液,测定反应速率(单位时间内产生半乳糖的速率),结果如下:

酶浓度	0%	1%	2%	4%	5%
相对反应速率	0	25	50	100	200

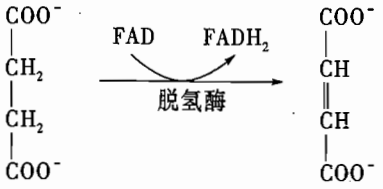
第二项是用同样浓度的酶作用于不同浓度的乳糖溶液,其结果如下:

乳糖浓度	0%	5%	10%	20%	30%
相对反应速率	0	25	50	65	65

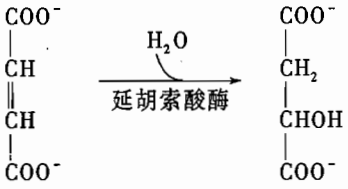
试分别解释反应速率和酶浓度与底物浓度之间的关系。(提示:以反应速率对浓度作图。)

3. 曾一度认为二硝基酚(DNP)有助于人体减肥,后来发现此药不安全,因此禁用。DNP的作用是使线粒体内膜对H^+的透性增加,因而磷酸化与电子传递不能耦联。试说明DNP何以使人的体重减轻。
4. 人体内的NAD^+和FAD是由两种B族维生素(烟酸和维生素B_2)合成的。人对维生素的需要量极小,烟酸每天约20 mg,维生素B_2约1.7 mg。人体所需葡萄糖的量约为这一数量的千万倍。试计算每一分子葡萄糖被完全氧化时需要多少个NAD^+和FAD分子,并解释膳食中所需的维生素何以如此之少。
5. 柠檬酸循环中,由琥珀酸到苹果酸的反应实际上有两步。

第一步是琥珀酸脱氢变成延胡索酸:



第二步是延胡索酸加水变成苹果酸:



现在用菜豆的线粒体悬液研究此反应。已知此反应进行过程中能够使一种蓝色染料褪色,琥珀酸浓度越高,褪色越快。现在将线粒体、染料和不同浓度的琥珀酸(0.1 mg/L, 0.2 mg/L, 0.3 mg/L)进行实验,测量溶液的颜色深度。你预期应分别得到什么结果?以颜色深度对时间作图表示。解释为什么。

6. 某科学家用分离的叶绿体进行下列实验。先将叶绿体浸泡在pH4的溶液中,使类囊体空腔中的pH为4。然后将此叶绿体转移到pH8的溶液中。结果此叶绿体暗中就能合成ATP,试解释此实验结果。
7. 有一个小组用伊乐藻(*Elodea*)进行光合作用的实验。他们将一枝伊乐藻浸在水族箱中,计算光下该枝条放出的气泡数(氧气),以单位时间内放出的气泡数作为光合速率。他们用太阳灯作为光源,移动太阳灯使与水族箱的距离不同,从而改变光强度。结果发现,当太阳灯与水族箱的距离从75 cm缩短到45 cm时,光合强度基本无变化。只有从45 cm移到15 cm这一段距离时,光合速率才随光强度的增加而增加。根据计算,当太阳灯从75 cm处被移至45 cm处时,照在水族箱上的光强度增加了278%。如何解释这一实验结果?小组的成员提出下列4条可能的解释。你认为哪一条是有道理的,为什么?如何验证这种解释?

a. 在距离大于45 cm时,光太弱,植物根本不能进行光合作用。

b. 伊乐藻在弱光下进行光合作用较好,强光则抑制光合作用。

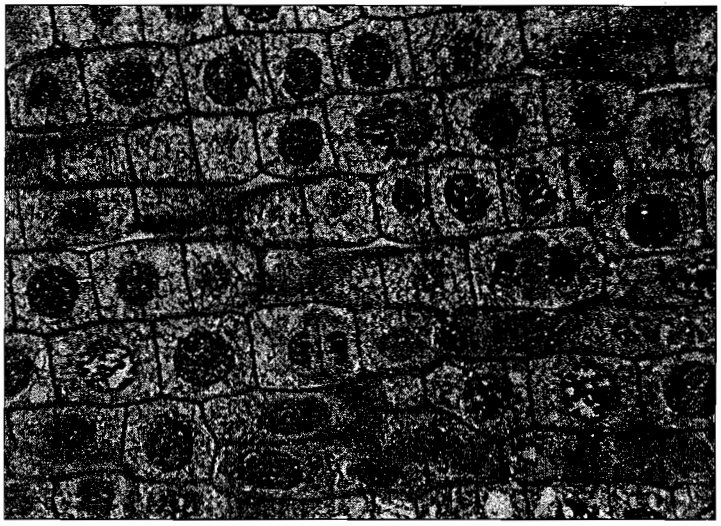
c. 灯距离太近时,光已达到饱和。

d. 伊乐藻是利用室内的散射光和从窗户进来的光进行光合作用。

8. 热带雨林仅占地球表面积的3%,但估计它对全球光合作用的贡献超过20%。因此有一种说法:热带雨林是地球上给其他生物供应氧气的来源。然而,大多数专家认为热带雨林对全球氧气的产生并无贡献或贡献很小。试从光合作用和细胞呼吸两个方面评论这种看法。

5 细胞的分裂和分化

5.1 细胞周期与有丝分裂
5.2 减数分裂将染色体数由 $2n$ 减为 n
5.3 个体发育中的细胞



处于不同分裂阶段的细胞

生物的一个重要特征就是能复制自己，而生物体复制的基础就是细胞的复制，或者说细胞的分裂。在生物的生长、生殖和修复损伤部位的过程中都需要进行细胞的分裂。生长和修复过程需要原有的细胞产生同样的细胞，在有性生殖的过程中则需要产生精、卵两种性细胞。卵细胞受精形成合子，合子是一个细胞，经过连续的有丝分裂和分化才发育为多细胞生物的个体。

5.1 细胞周期与有丝分裂

5.1.1 原核细胞以二分分裂增殖

真核细胞的有丝分裂可能源于原核细胞的二分分裂(binary fission)。图 5.1 为大肠杆菌(*Esherichia coli*)细胞的二分分裂。细菌的基因就在单个的细菌染色体上。此染色体由环状的 DNA 分子和相关的蛋白质组成。虽然细菌细胞比真核细胞小得多也简单得多，但是它如何有条不紊地复制其基因组并将它们平均分配给两个子细胞的问题仍未阐明。例如，大肠杆菌的染色体，若被充分拉开，其长度大于细胞长度的 500 倍。事实上，这么长的 DNA 在细胞内是高度卷曲和折叠的。那么，在分裂中的细菌细胞内两个子染色体是怎样分开的呢？近年的研究结果表明，两个子染色体是主动分开的。一旦 DNA 开始复制，第一个复制区，即复制起点(origin of replication)马上分开。利用现代 DNA 技术，研究人员可以用绿色荧光染料看到细菌染色体的移动。不过它们如何会移动仍未查明。

在染色体复制时，细胞就长大。复制完成，细胞也长大了一倍时，质膜就向内凹陷，把细胞一分为二，这个子细胞中各有一个基因组。

5.1.2 有丝分裂可分为5期

细胞从第一次分裂开始到第二次分裂开始所经历

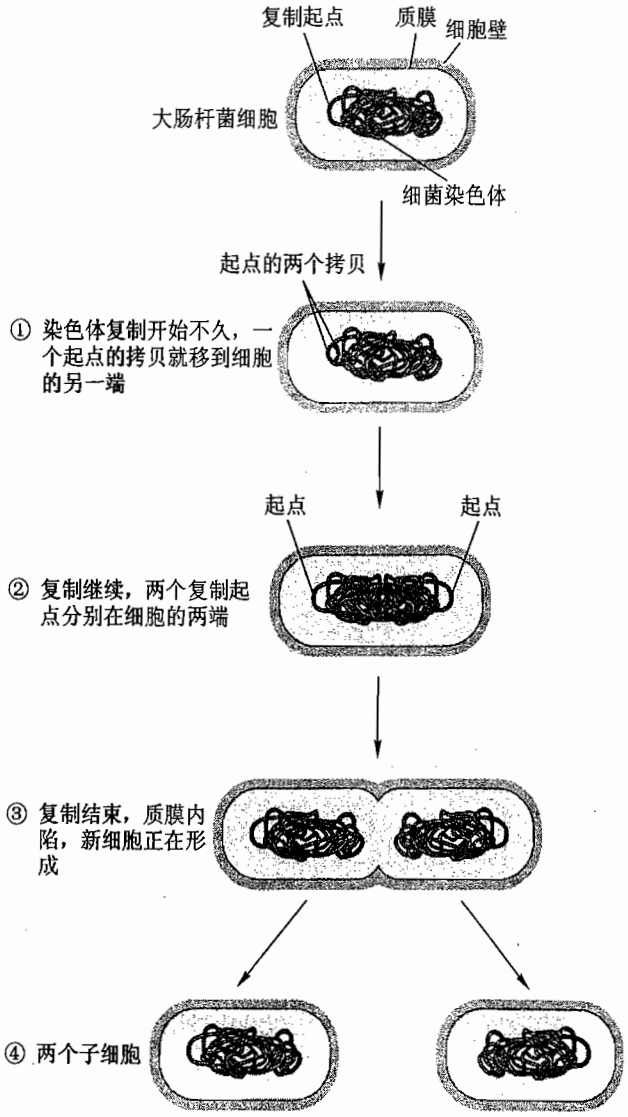


图 5.1 大肠杆菌细胞的二分分裂(引自 Campbell 等,2000)

的全过程称为一个细胞周期(cell cycle)。细胞周期包括一个有丝分裂(mitosis)期和一个分裂间期(interphase)。分裂间期又包括一个 DNA 合成期(S 期)以及 S 期与 M 期之间的两个间歇期(gap phase, G_1 期和 G_2 期)。离开细胞周期不再分裂的细胞称为 G_0 期细胞。图 5.2 就是细胞周期。

有丝分裂期(M 期)可分为前期(prophase),前中期(prometaphase),中期(metaphase)后期(anaphase)和末期(telophase)几个阶段。在分裂进入后期和末期时,胞质分裂(cytokinesis)将细胞分为两个子细胞。事实上细胞分裂是一个连续的过程。将其分为 5 个时期,只是为了叙述的方便,它们之间并没有明显的界限。动物细胞和植物细胞有丝分裂过程大致一样,仅在细节上有差别。

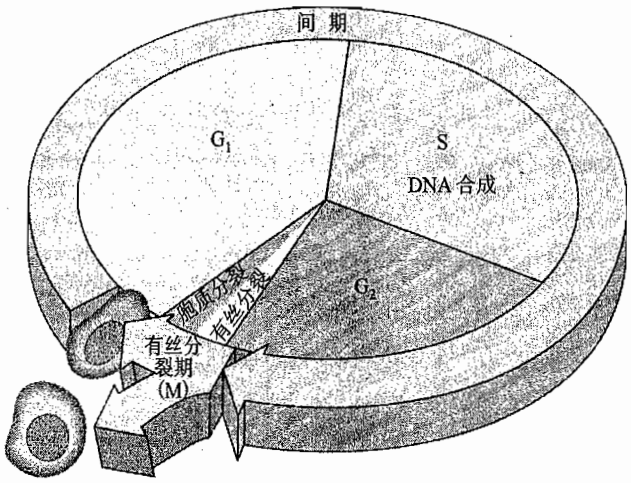


图 5.2 细胞周期(引自 Campbell 等,2002)

1. 前期

间期细胞进入前期的最明显的变化是显微镜下可见的染色体的出现。这时染色质丝螺旋缠绕而形成有特定结构,并有一定数目的染色体(chromosome)。染色体形成后逐渐变短变粗,前期的染色体实际上由两个染色单体(chromatid)组成。两个染色单体上各有一个着丝粒(centromere),这是由一个特殊的核苷酸序列构成的。两个着丝粒紧密排列,在每一个着丝粒外还组装着一个称为动粒(kinetochore)的蛋白质复合体。染色体首先是随机地散布于核中,以后逐渐移向核周。核仁同时也解体,并逐渐消失。分散在细胞质中的微管在前期也去组装而形成一个大的微管蛋白分子库,供纺锤体组装之用。纺锤体(spindle)是由成束的微管组成的。中心体(centrosome)与纺锤体的形成有关。中心体中有两个中心粒(centriole),它们在细胞分裂之前就各自复制一次而成两对中心粒。进入前期后,每对中心粒外间即为一层细胞质所包围,形成一个中心体。一般认为,中心体是形成微管的中心。中心体外围有成辐射状排列的微管,形成光学显微镜下可见的星状丝(asterophysis),星状丝和中心体合称星体(aster)。两个星体最初在核膜外保持一定距离,至晚前期,由于星体间的微管,即极微管(polar microtubule)的延伸,两个星体被推向相反的两极,和其间的微管共同形成具有两极的纺锤体。

2. 前中期

双层的核膜开始破碎,形成分散的小泡,很像分散的内质网膜。核膜下面的核纤层也随之解聚成核纤层蛋白。

在有丝分裂的整个过程中几乎都可以见到核膜小泡,它们分散在纺锤体的周围。染色体进一步凝集,缩短变粗。纺锤体则移至细胞中央,原先为细胞核所在位置上,着丝粒外面的动粒(图5.3)通过马达分子与一组特殊的微管——动粒微管(kinetochore microtubule)相连。这些微管分别来自细胞的两极,如动物细胞的中心体。与动粒结合的动力蛋白和驱动蛋白等马达分子沿动粒微管的外壁运动使处于这一时期的染色体向赤道板集合。此时连接细胞两极和染色体动粒的微管的长度发生变化,较长的一侧缩短,而较短的一侧则伸长,最后连接两极的微管的长度基本相等。

3. 中期

各染色体都排列到纺锤体的中央,它们的着丝粒都位于细胞中央的同一个平面,即赤道面(equatorial plane)上,于是细胞到达分裂中期。此时纺锤体微管

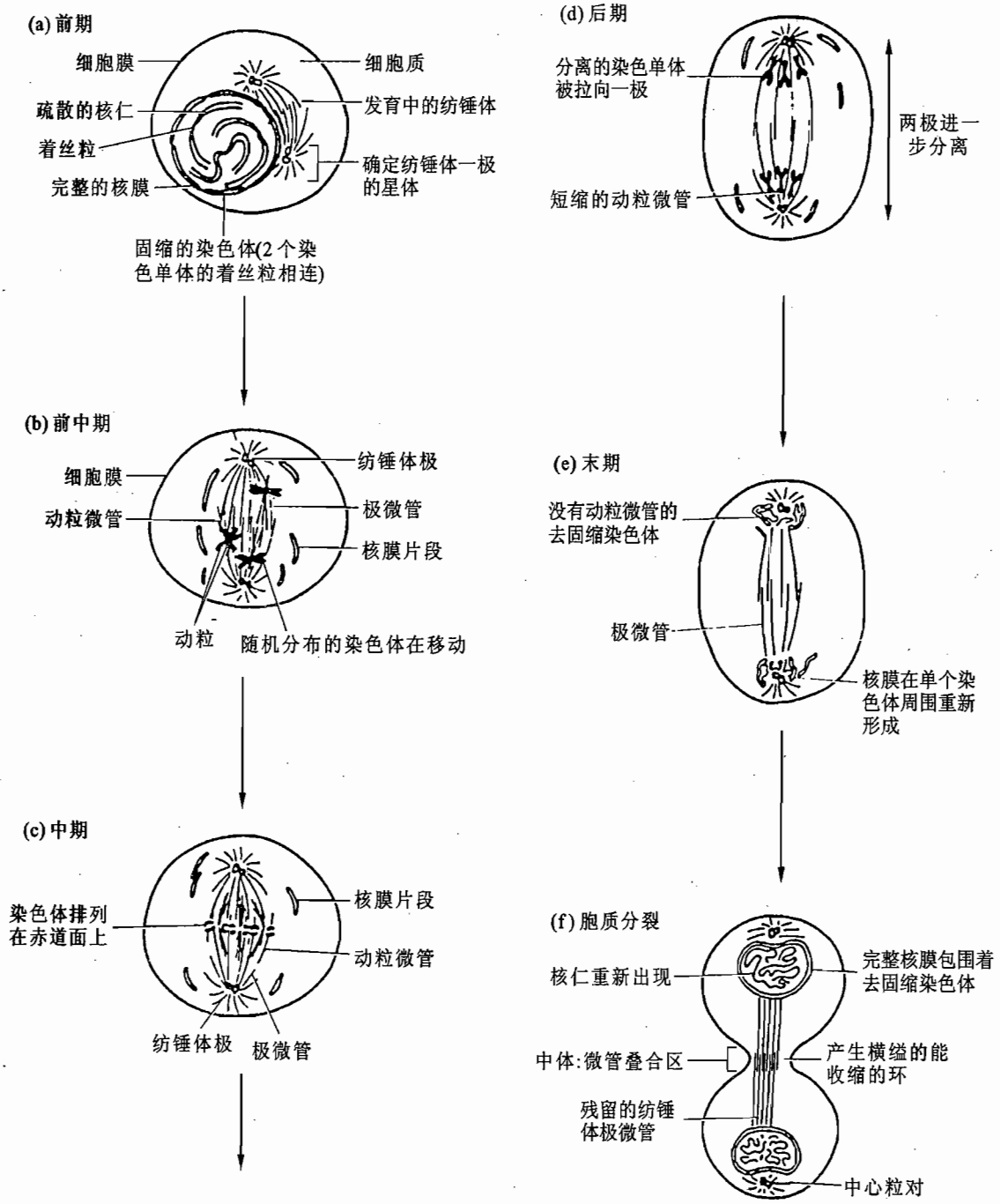


图5.3 动物有丝分裂过程

可以分为3种类型:一是从中心体向纺锤体外侧呈辐射状发出的星体微管。二是连结中心体和染色体的动粒微管,这类微管是染色体向两极移动所必需的。三是极微管,这些微管来自两极,在纺锤体中央赤道板处交会。马达分子通过在分别来自两极的微管之间运动来调节两个星体之间的距离。

4. 后期

染色体的着丝粒在中期就已分为两个了,所以中期以后染色体的两个染色单体实际上已经是并在一起的两个单独的染色体了。由于动粒微管的牵引,这两个染色体彼此分开,以相同的速度分别向两极移动,形成真正独立的染色体。在各染色体接近两极时,动粒微管缩短,而极微管却延长,因而纺锤体两极的距离也加长了。

5. 末期

分离的两组染色体分别抵达两极时,动粒微管消失。极微管进一步延伸,使两组染色体的距离进一步加大。在两组染色体的外围,核膜重新形成,染色体伸展延长,最后成为染色质。核仁也开始出现,细胞核恢复到间期的形态。至此,细胞核的有丝分裂结束,间期中复制的DNA已以染色体的形式平均分配到两个子细胞核中。最终每个子细胞都得到了一组与母细胞相同的遗传物质。

进入间期后,中心体的两个中心粒开始复制而形成两对中心粒。每对都是彼此垂直的一大一小两个中心粒。小的是新复制的,在间期和分裂期中逐渐长大。

6. 胞质分裂

在后期或末期,细胞质开始分裂。在动物细胞中,细胞膜在两极之间的"赤道"上形成一个由肌动蛋白微丝和肌球蛋白组成的微丝环带。微丝收缩使细胞膜以垂直于纺锤体的方向向内凹陷形成环沟,环沟渐渐加深,最后将细胞分割成为两个子细胞。由于环沟一般都位于细胞长轴的中点,即赤道面上,所以两个子细胞的大小总是相等的。有些细胞在分裂时,环沟的位置偏向一端,因而产生两个大小不等的子细胞。这种不对称的分裂在卵细胞发生过程(极体产生)中以及在某些胚胎的早期发育过程(动物和植物的极细胞)中常常可以见到。

植物细胞的胞质分裂(图5.4)不是在细胞表面出现环沟,而是在细胞内部形成新的细胞壁,将两个子细胞分隔开来。在细胞分裂的晚后期和末期,残留的纺锤体微管在细胞赤道面的中央密集成圆柱状结构,称为成膜体(phragmoplast),其内部微管平行排列;同时,带有细胞壁前体物质的高尔基体或内质网小泡,也向细胞中央集中,在赤道面上彼此融合而成有膜包围的平板,即早期的细胞板(cell plate)。小泡中的多糖被用来制造初生细胞壁和果胶质的胞间层(intercellular layer)。小泡的膜则在初生细胞壁的两侧形成新的质膜。由于两个细胞来自共同的小泡,因而两个质膜之间有许多管道相通。这些管道就是胞间连丝,是相邻的细胞之间细胞质相通的管道。高尔基体或内质网小泡继续向赤道面集中、融合,使细胞板不断向外延伸,最后到达细胞的外周而与原来的细胞壁和质膜连接起来。这时,两个子细胞就完全分隔开了。

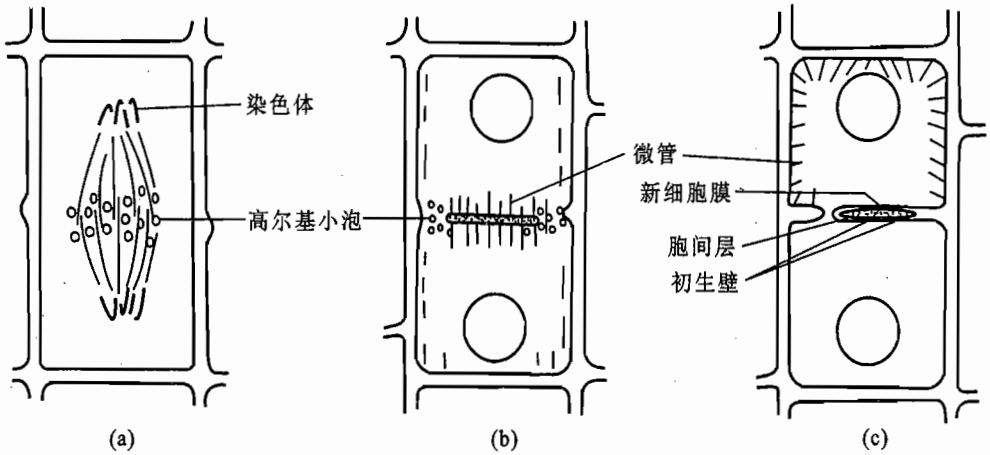


图5.4 植物细胞的胞质分裂 (a)有丝分裂末期,高尔基小泡聚集于赤道板。(b)小泡愈合而成细胞板。(c)生成新的细胞壁和细胞膜

5.1.3 有丝分裂过程中核被膜、纺锤体、染色体等都有变化

1. 核被膜裂解并再生

如前所述,核被膜由双层膜(外核膜和内核膜)构成,它们和内质网形成一个连续的整体。核被膜内面有一个电子密度高的核纤层,其厚度因细胞而异。组成核纤层的蛋白质称为核纤层蛋白(lamin),是组成中间丝的蛋白质。核纤层蛋白的分子组装成核纤层,其作用是使核被膜保持稳定,并能与染色质的某些部分结合,使染色质有所依附。在细胞分裂的前期,核纤层蛋白高度磷酸化,于是核纤层结构解体。可能是由于核纤层的解体,核膜和其上的核膜孔也分别崩解,核被膜破裂成大小不等的封闭的小泡,即膜泡,其形状和内质网膜形成的小泡难以区分。核纤层结构的组成成分核纤层蛋白 A 和 C 随着核纤层结构的解体而以可溶性状态存在,而核纤层蛋白 B 则仍然与由核膜形成的小泡结合。在有丝分裂进入末期时,核纤层蛋白被去磷酸化,核膜小泡和核纤层蛋白在染色质周围重新组装形成核纤层结构,核膜小泡彼此融合,形成完整的核膜结构。其上的核膜孔也开始执行主动转运的任务,即核所需要的蛋白质,如组蛋白等从核膜孔进入核,而 rRNA、mRNA 等则从核膜孔转运出去。这时,完整的核被膜就建成了(图 5.5)。

用爪蟾卵的粗提取物可以观察核被膜在活体外的解体和组装。如果提取物来自 M 期细胞,在其中即可出现核被膜解体的过程。如果是间期细胞的提取物,则可见到其中已解体的核被膜重新建成完整核被膜的过程。重建的过程需要有 DNA 参加,否则重建不能完成,但不要求 DNA 的专一性,即使是噬菌体的 DNA,也可促进这一重建过程。

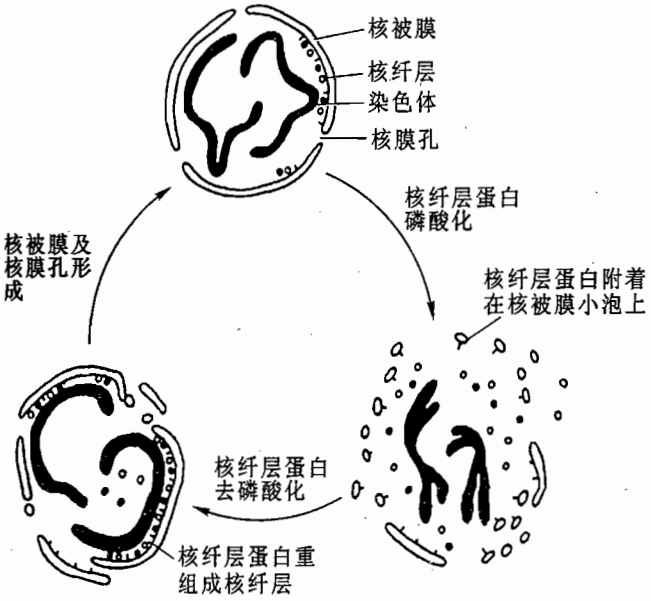


图 5.5 有丝分裂时核被膜的解体和再生

2. 纺锤体形成

纺锤体(spindle)由许多纤维组成,这些纤维又是由成束的微管和与微管结合的蛋白质组成的(图 5.6)。这些纤维可分为极纤维(polar fiber)或极微管和动粒纤维(kinetochore fiber)或动粒微管两类。正在分裂的细胞中,微管的组装需要有微管组织中心(microtubule organizing center, MTOC)。长期以来,一直认为细胞两极的中心粒就是两个 MTOC。但是许多生物,特别是所有植物,其中心体中并没有中心粒,却能形成正常的纺锤体。小鼠细胞在分裂早期也没有中心粒。

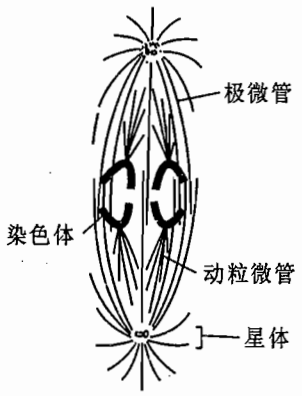


图 5.6 早后期纺锤体

用激光破坏动物细胞的中心粒后,此细胞仍能形成正常的纺锤体。所以微管组织中心可能是存在于纺锤体两极的,染色较浅的物质,即包围着中心粒的中心体。中心体既存在于动物细胞中,也存在于植物细胞中。

3. 染色体的行为

分裂前期,染色体由两个染色单体组成。到晚前期,染色单体的着丝粒的两侧分别出现动粒(kinetochore)。至前中期,每一染色单体的动粒各与一组纺锤体纤维的动粒微管相结合(图 5.7),这些动粒微管的功能是使染色体在分裂中期能在纺锤体上正确定位,并使染色单体在后期分别向两极移动。

分裂中期,染色体排列在纺锤体的赤道平面上,表

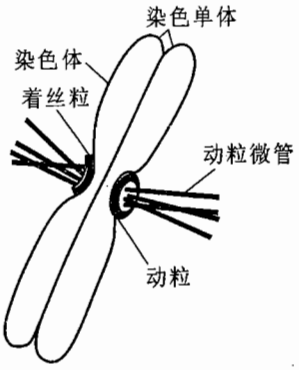


图 5.7 中期染色体及其动粒微管

面上似乎是处于静止状态，实际上是两个方向的拉力（极力）处于平衡的结果。一旦着丝粒分裂，两个染色单体就分离开，成为彼此独立的一对染色体，有丝分裂的后期从此开始。这时，每个染色体在极力的作用下，缓慢而平稳地移向一极。着丝粒的分裂表示其存在区域的 DNA 复制已经完成。有一种假说认为，着丝粒区的 DNA 可能编码一种特殊的信号使其自身的 DNA 的复制在 S 期受到阻遏而不能完成。当这部分 DNA 在 M 期复制完成时，染色单体的分离就被启动了。

后期中染色体的移动是由于发生了两个独立事件：① 动粒纤维的向极运动推动了与之相连的染色体的运动，使它们越来越靠近两极；② 稍后，纺锤体之间的极纤维的延伸和滑动，使两极的距离越来越大。秋水仙素（colchicine）能破坏微管的组装，阻止纺锤体的正常分离并移向两极，结果细胞不能一分为二，细胞中染色体数目却成倍增长，成为多倍体细胞（polyploid cell）。

4. 细胞器的增殖

细胞分裂不但要使两个子细胞都获得与母细胞相同的成套染色体，也必须保证它们都能获得细胞中的各种细胞器。像线粒体和叶绿体这样的细胞器只能通过原有细胞器分裂产生，而不能在细胞质中重新产生。所以子细胞只能从母细胞获得这类细胞器。在大多数真核细胞中，线粒体总是体积小而数目多，因此只要各线粒体能在细胞分裂时，或早或晚分裂一次，子细胞就会获得一份线粒体。叶绿体也是一样。高尔基体和内质网则是在细胞分裂时，破成碎片或小泡，分别进入子细胞中。内质网小泡在细胞分裂时多附着在纺锤体微管上，这可能有利于它们进入子细胞。各种细胞器的增殖大都是在有丝分裂之前的间期中发生的。

5.1.4 分子机制控制细胞周期

细胞周期中大部分时间都属于分裂间期，其中包括 G_1 期、S 期和 G_2 期。处于间期的细胞在形态上没有明显变化，但在生化活动上却有深刻变化。染色体 DNA 的复制以及多种蛋白质的合成都发生在这一时期。

用 ^3H 标记的胸腺嘧啶进行的掺入实验证明分裂过程中 DNA 的合成是在间期的一定时间内完成的。这就是合成期（synthesis phase），简称 S 期。染色体中的组蛋白也是在 S 期合成的。S 期开始之前的 G_1 期和 S 期结束之后的 G_2 期中，细胞不合成 DNA，但损伤的 DNA 分子可在此时修复。

细胞进入 G_1 期后，即开始为下一次分裂作准备。各种与 DNA 复制有关的酶在 G_1 期明显增多，线粒体、叶绿体和核糖体也都增多。内质网则更新扩大，高尔基体、溶酶体等的数目也增多。动物细胞的两个中心粒彼此分离并开始复制。

在 G_1 期，中心粒即完成复制，形成两对中心粒。微管蛋白以及一些与细胞分裂有关的物质也在此时期大量合成。

有些细胞分化后就不再分裂。例如，人的神经细胞在婴儿出生时就停留在 G_1 期而不再分裂。这种细胞称为 G_0 期细胞，它们已脱离了细胞周期的轮回。

有些细胞，如肝细胞和淋巴细胞，在正常情况下不分裂，但在某些因子的作用下，可以恢复其分裂能力，重新进入细胞周期。例如，切除一部分肝脏后，剩余组织的细胞即能进行旺盛的分裂。

还有些细胞能够继续不断地分裂，从不进入 G_0 期，如植物茎尖、根尖的分生细胞，动物骨髓中的造血干细胞等。

由此可见，生物体的各种细胞有的终其一生，分裂不止，有的一旦生成就不再分裂。所以细胞分裂这一复杂过程是受到一种调节机制控制的。有了这种调节机制，细胞才能有条不紊地进行分裂和分化。

20 世纪 70 年代早期，许多实验已证明控制细胞周期的是细胞质中的一些化学信号，这是在人工培养的哺乳动物细胞中发现的。实验证明，将两个处于细胞周期不同阶段的细胞融合，就会形成一个含有两个核的细胞。假若这两个细胞中，一个处于 S 期，另一个处于 G_1 期，那么 G_1 期的核就会立即进入 S 期，好像第一个细胞的细胞质中的化学物质刺激了第二个细胞。

同样,如果处于M期的细胞与处于另一阶段的细胞融合,则第二个细胞立即进入M期,其染色质凝聚并形成纺锤体。

这些实验清楚地表明,细胞周期是由一种细胞周期控制系统所指导的。其中有一套周期性地运转的分子在起作用,它们既触发细胞周期中的相继发生的事件,也使这些事件相互协调。这种控制系统好像自动洗衣机一样,有几个检控点(check point)。

1. 细胞周期的检控点

这些检控点是细胞周期中的关键点,它发出的信号停止前一阶段的事件而启动后一阶段的事件。信号的转导如3.4中所述。细胞周期的检控点存在于G_1期、G_2期和M期。

对于许多细胞而言,G_2期的检控点似乎是最重要的。如果细胞从此检控点得到"继续进行"的信号,那么通常就会将事件进行到底,于是细胞发生分裂。反之,如果此时未接到"继续进行"的信号,那么细胞就会退出细胞周期而进入G_0期。人体中大多数细胞都是处于G_0期的。如前所述,高度特化的神经细胞和肌肉细胞是永远不分裂的。其他一些细胞,如肝细胞,可被召回而进入细胞周期,如受伤后释放的生长因子可使之重新进行分裂。

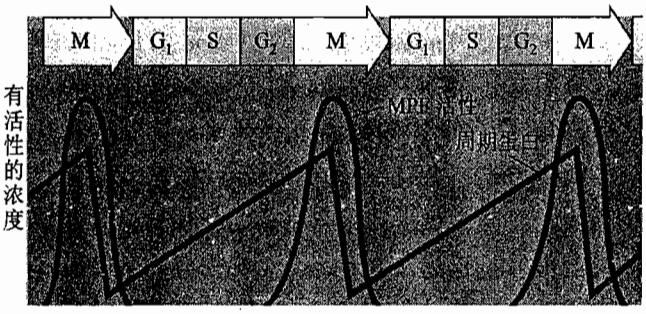
要了解检控点如何运作,必须了解组成检控点的分子。

2. 细胞周期的时钟:细胞周期蛋白及依赖于它的激酶

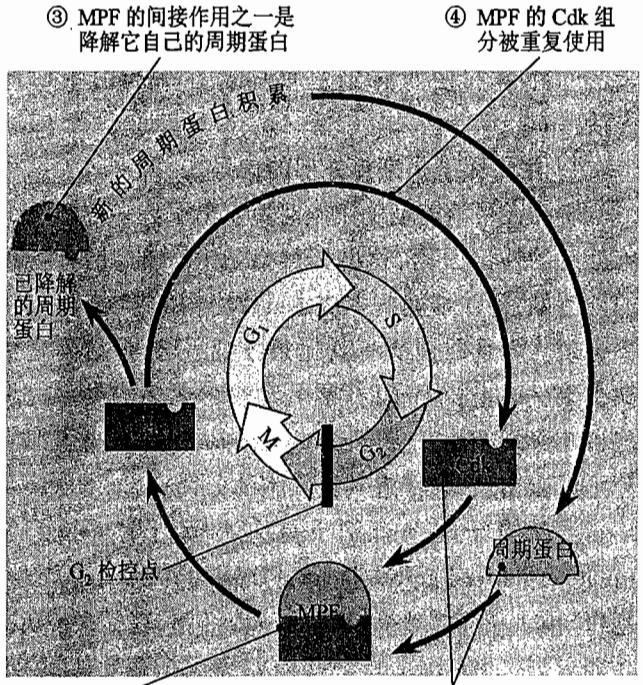
控制细胞周期的分子,其数量和活性有着节律性的波动,这种波动与细胞周期中相继发生的事件的进程是同步的。这些起调节作用的分子是蛋白质类:其中许多是蛋白激酶,即通过磷酸化作用使别的酶活化或失活的酶类。在G_1和G_2检控点发出"继续进行"信号的是一些专一的蛋白激酶。

在生长中的细胞中,推动细胞周期的激酶的浓度实际上是稳定的,不过其中大部分处于失活状态。这种激酶必须与周期蛋白(cyclin)结合。周期蛋白在细胞中的浓度发生周期性的变化,因而得名。因此之故,上述激酶名为依赖于周期蛋白的激酶(cyclin-dependent kinase,缩写为Cdk)。Cdk的活性随着其周期蛋白浓度的变化而变化,图5.8a所示为Cdk与周期蛋白浓度的周期性变化。Cdk周期蛋白复合物是先被发现的,当时命名为MPF,意为促进成熟的因子(maturation promoting factor)但现在知道这个名称不准确,应该是促进M期的因子(M-phase promoting factor缩写仍为MPF)。它的作用是引发细胞通过G_2检控点而进入M期(图5.8b)。当G_2期中积累的周期蛋白与Cdk分子结合时,所形成的MPF复合物便引起有丝分裂。大概是由于引起了许多种蛋白质的磷酸化,它还有其他作用,例如,它使核纤层的蛋白质磷酸化而使核膜裂成碎片。

在有丝分裂的晚期,MPF分解,其中的周期蛋白被破坏,而Cdk则以失活的状态存在于细胞中,直到它与新的周期蛋白分子结合而开始细胞周期的下一轮。



(a) 细胞周期中MPF和周期蛋白活性的变动



(b) 分子机制

图5.8 G_2检控点上控制细胞周期的分子机制 细胞周期各个步骤的时间进程是由一类专一的蛋白酶活性的节律性变动所控制的。这些酶就是Cdks。图a中的重点是MPF活性的变化。详见正文(引自Campbell等,2002)

G_1 检控点又怎样呢？最近的研究说明，至少有3种Cdk和几种周期蛋白与此检控点有关。不同的周期蛋白-Cdk复合物似乎控制着细胞周期的所有各个阶段。

3. 细胞内的因素也帮助控制细胞周期

把各种Cdk与其他分子联系起来的信号传递途径的研究尚处于起始阶段。例如，已知有活性的Cdk先使许多种其他蛋白质磷酸化，而这些磷酸化的蛋白质又去影响细胞周期中的特定步骤。但是要鉴定这些具体的蛋白质目前仍有困难。我们只知道很少的几个例子。

一个细胞内的影响因素的例子是来自动粒的信息。分裂末期，在所有的染色体都与纺锤体正确连接之前，姐妹染色单体的分离不会开始。控制者就是M阶段的检控点，它保证子细胞的染色体一个不多，也一个不少。研究人员发现来自尚未与纺锤体微管连接的动粒的信号是延迟末期的信号，某些与此微管有关的蛋白质引发一种信号传递途径，使促进末期的复合物(anaphase-promoting complex，APC)处于失活状态。只有当所有动粒都连接在纺锤体上的时候，这种“等待”信号才会终止。然后APC才有活性并间接引发周期蛋白的降解和使姐妹染色单体合在一起的蛋白质失活。

4. 生长因子是来自外部的信号

研究人员培养动物细胞时鉴定出了许多种影响细胞分裂的外部因素，这些因素既有化学的，也有物理的。例如，假使培养基中缺乏某种必需的养分，细胞就不分裂。而且即使所有其他条件都适合，但培养基中缺少专一的生长因子时，哺乳动物的大多数类型的细胞也不分裂。生长因子(growth factor)是某些体细胞分泌的蛋白质，它促进其他细胞的分裂。

生长因子的一个例子是血小板衍生生长因子(platelet-derived growth factor，PDGF)。例如，成纤维细胞(fibroblast)，结缔组织中的一种细胞，就需要PDGF才能分裂。PDGF分子与受体(酪氨酸激酶受体)的结合引发一信号转导途径，促使细胞分裂。大概这一途径活化了细胞周期控制系统中的一个或多个组分。

PDGF不仅在人工培养条件下促进成纤维细胞的分裂，而且在动物体内也一样。受伤后，附近的血小板就释放PDGF，于是成纤维细胞的增生有助于伤口的愈合。已发现许多种不同的生长因子。每种类型的细胞大概对某种生长因子或一些生长因子的某种组合发生专一的响应。

生长因子的发现提供了理解细胞的密度制约的抑制作用(density-dependent inhibition)的关键。这种抑制作用就是密集的细胞停止分裂的现象。许多年前已观察到，培养的细胞通常分裂到在培养皿内壁上形成一满层细胞后就停止。当细胞的集群达到一定密度以后，每个细胞所能得到的养分和生长因子都不够了，不足以维持细胞的继续生长(图5.9)。

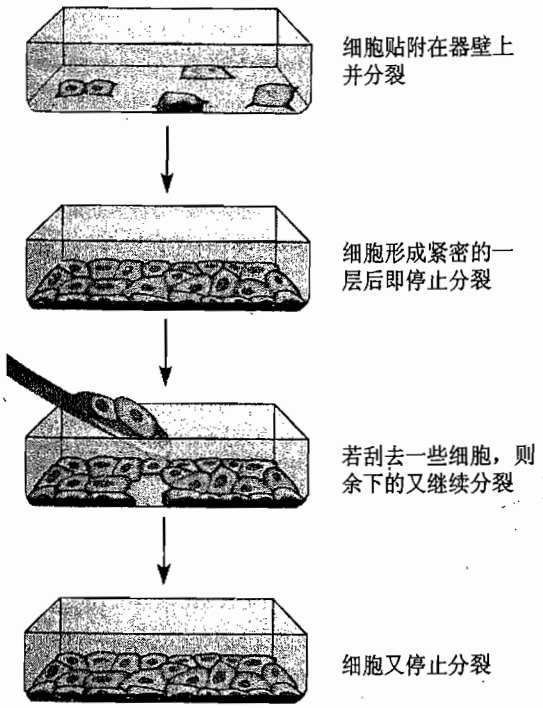


图5.9 细胞分裂的密度制约抑制 细胞都是放大的(引自Campbell等，2002)

许多动物细胞也表现贴壁依赖性(anchorage dependence)。要分裂，细胞必须贴在某种基底上，比如贴在培养器皿的内壁上或组织的胞外基质上。实验表明，贴壁或锚定的信号是通过一种途径传递到细胞周期控制系统的，这个途径包括质膜中的蛋白质和细胞骨架中的元件。密度制约的抑制作用和贴壁依赖性大概在人工培养条件下和活体的内部都起作用，在密度和位置最适时使细胞的增殖停止。癌细胞则既无密度制约的抑制，也无贴壁依赖性。

5.1.5 染色体

除极少数生物，如甲藻细胞和果蝇幼虫的唾腺细胞的多线染色体外，间期核中没有光学显微镜下可见的染色体。在间期中，染色质呈极细的串珠状

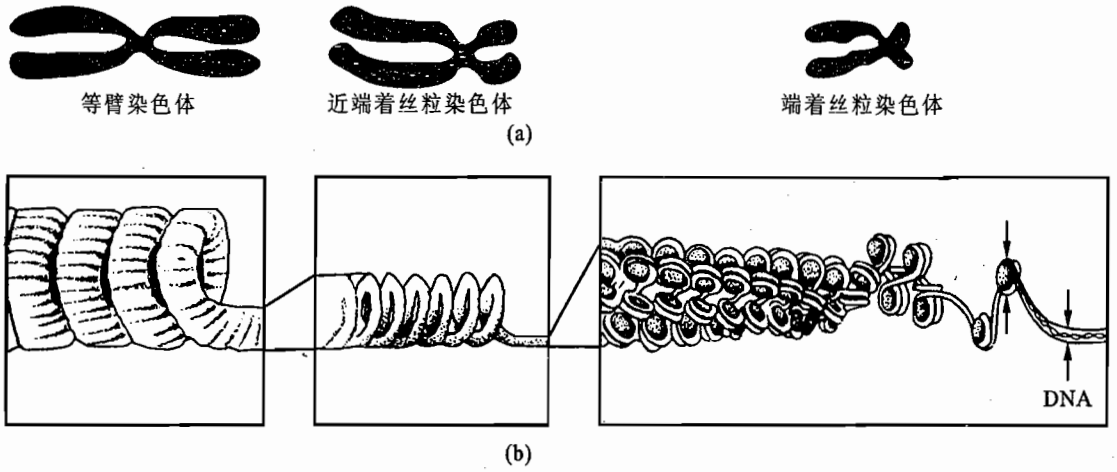


图 5.10 染色体结构 (a) 光镜下人的 3 对染色体。(b) 染色体结构模式图

丝,小珠就是组蛋白和缠绕其外的 DNA 所构成的核小体,有丝分裂时,这些细长的染色质丝卷曲、折叠而成为在光学显微镜下可见的染色体。特别是在分裂中期或后期,染色体高度折叠,显得更为清楚。用秋水仙素处理细胞,使得纺锤体不能形成,染色体就停留在中期阶段,此时在光镜下观察染色体的形态,计算染色体的数目,最为合适。所有染色体都有着丝粒(图 5.10)。着丝粒位于染色体的一个缩细的部位,即主缢痕(primary constriction)中。着丝粒是染色质,是染色体最后复制的部分。着丝粒和主缢痕在各染色体上的位置是确定的,或是位于染色体中央而将染色体分为等长的两臂,或是偏于染色体一侧,甚至近于染色体的一端。

着丝粒是 DNA 分子中一段特殊的序列(重复序列)。在高等生物中,着丝粒的外面,即光学显微镜下所见的主缢痕周围,还有另一结构,即动粒(kinetochore)。动粒与微管结合(动粒微管)起着使染色体排列到纺锤体中央的作用。

真核细胞的染色体都是线形的,其末端有一特定结构称为端粒(telomere)。实验表明,端粒序列对 DNA 的正常复制至关重要。

性染色体和常染色体

性染色体(sex chromosome)是决定性别的染色体。人有 23 对染色体,其中 22 对,男女都一样,称为常染色体(autosome),只有一对男女不同,称为性染色体;女人的一对性染色体,形态相同,称为 X 染色体;男人的一对染色体中,有一条和女人的一样,是 X 染色体,另一条不同,称 Y 染色体。所以,XX 是女性,XY 是男性。果蝇有 4 对染色体,其中 3 对是常染色体,1 对是性染色体。

染色体数目

各种生物染色体数目是恒定的。人有 46 条(23 对)染色体,果蝇有 8 条(4 对)染色体,玉米有 20 条(10 对)染色体(表 5-1)。

表 5-1 某些动、植物细胞染色体数

种名	拉丁名	染色体数($2n$)
白菜	*Brassica oleracea*	18
黄瓜	*Cucumis sativus*	14
花生	*Arachis hypogaea*	40
向日葵	*Helianthus annuus*	34
番茄	*Lycopersicum esculentum*	24
玉米	*Zea mays*	20
小麦	*Triticum aestivum*	42
家蝇	*Musca domestica*	12
果蝇	*Drosophila melanogaster*	8
蜜蜂	*Apis mellifera*	32,16
蛙	*Rana* spp.	26
蟾蜍	*Bufo* spp.	22
鸡	*Gallus domesticus*	78
大鼠	*Rattus norvegicus*	42
猫	*Felis domestica*	38
狗	*Canis familiaris*	78
人	*Homo sapiens*	46

如果因某种原因,染色体的数目发生了异常,某一对染色体多了一个或少了一个,生物的性状就要发生异常,常常导致疾病发生。

染色体组型

不同生物有不同的染色体组型或核型(karyotype),即不同数目,不同大小,不同形态的一组染色体。例如,人有 23 对染色体,可根据它们的形态、大小、着丝粒位置等按序排列成 1~22 对,另外还有一对性染色体(XX 或 XY)。这就是人的染色体组型。

染色体带型

将分裂中期的染色体用荧光染料奎纳克林(quinacrine)染色,在荧光显微镜下可看到染色体上出现发荧光的横带,称为 Q 带(图 5.11)。由于荧光染料容易消褪,现在使用的是一项永久染色的技术,即吉姆萨染色法(Giemsa stain)。这本是一种细胞的染色技术,现在用来显示染色体,效果很好。

将分裂中期的样本加热或用蛋白水解酶处理,再用吉姆萨染色,染色体上即出现横带,称为 G 带。如将样本用热碱溶液处理,再做吉姆萨染色,染色体上就会出现另一套横带,称为 R 带。G 带和 R 带不重叠,就是说,显示 G 带的方法不能显示 R 带,反之亦然。这是因为染色体中的部位对不同的染色方法有不同的反应。吉姆萨染色显示的 G 带是富含 A-T 的核苷酸片段,用热碱溶液处理,显示的则是富 G-C 的核苷酸片段,即 R 带。

各个染色体带的形态是稳定的,因此根据带型即可进一步精确地区分不同的染色体。人的 23 对染色体都可根据带型而区分(图 5.11)。不同的物种,染色体的带型各有特点。从进化上看,带型又是一个相当保守的特征,人的各染色体的带型与黑猩猩、猩猩和大猩猩的基本相同。染色体带型的变化也往往是某些遗传疾病和肿瘤等的特征与病因。

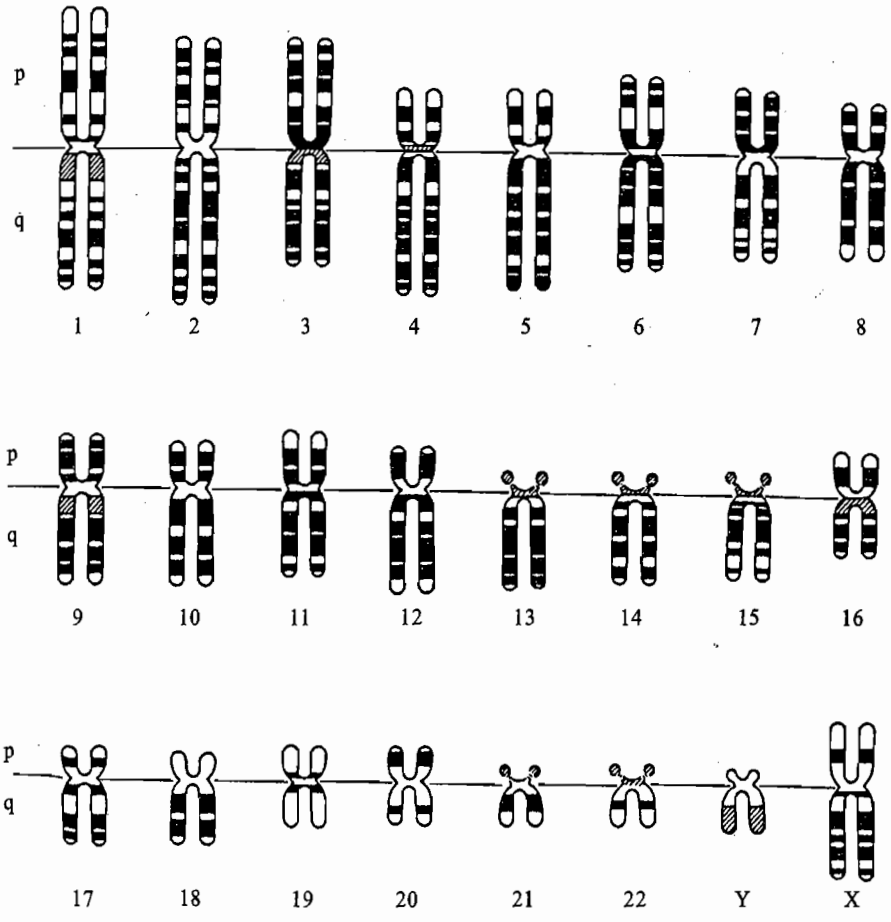


图 5.11 男性 23 对染色体带型(核型)模式图

5.2 减数分裂将染色体数由 2n 减为 n

在有性生殖过程中，两个性细胞即配子（精子和卵）融合为一个细胞即合子或受精卵，由此再发育而成为新的一代。

配子是由配子母细胞经减数分裂（meiosis）产生的。减数分裂的各个步骤与有丝分裂的相应步骤极为相似。减数分裂之前和有丝分裂之前一样，是染色体的复制。不过，一次复制之后发生的是两次相继的细胞分裂，分别称为减数分裂Ⅰ和减数分裂Ⅱ。两次分裂的结果是产生 4 个（而不是 2 个）子细胞，每个子细胞中的染色体数都是母细胞的一半。例如，人的体细胞含有 23 对染色体（二倍体，$2n$），减数分裂生成的精子和卵子各含 23 条染色体，即只含每对染色体的一半，是单倍性细胞（n）。

在二倍体生物中，每对染色体的两个成员中，一个来自父方，一个来自母方，形态、大小相同。这两个称为同源染色体（homologous chromosome）。

1. 减数分裂的过程

（1）DNA 复制　在减数分裂开始之前间期的 S 期，DNA 复制一次，这是减数分裂全过程中唯一的一次 DNA 复制。

（2）第一次分裂——减数分裂Ⅰ（图 5.12）　此次分裂可分为前期Ⅰ、中期Ⅰ、后期Ⅰ和末期Ⅰ，其中前期Ⅰ很重要，时间很长。因此又可分为 5 个亚时期（substage）：细线期、偶线期、粗线期、双线期和浓缩期或终变期。

在细线期（leptotene）中已复制的染色体由两条染色单体组成的，它们是姐妹染色单体（sister chromatid）。但由于两条染色单体互相并列呈细而长的线状，所以看不出染色体的双重性。

到了偶线期（zygotene），同源染色体的两个成员逐渐变粗，并侧向靠拢。这种现象称为联会（synapsis），是减数分裂中的重要过程，是减数分裂区别于有丝分裂的一个重要特点。联会始于偶线期，终于双线期。联会开始即出现联会复合体（synaptonemal complex）（图 5.13），这是一种非永久性的复合结构，形状像拉链。联会复合体的主要功能是：一方面使两个同源染色体稳定在约 100nm 的恒定距离中，这是同源染色体配对的必要条件；另一方面，可能在适当条件下激活染色体的交换。通常，联会复制出现于偶线期，成熟于粗线期，消失于双线期。

粗线期（pachytene）时，染色体进一步缩短变粗，同源染色体配对完毕。配对完毕的染色体为二价体（bivalent）或四分体（tetrad）。二价体中的每一条染色

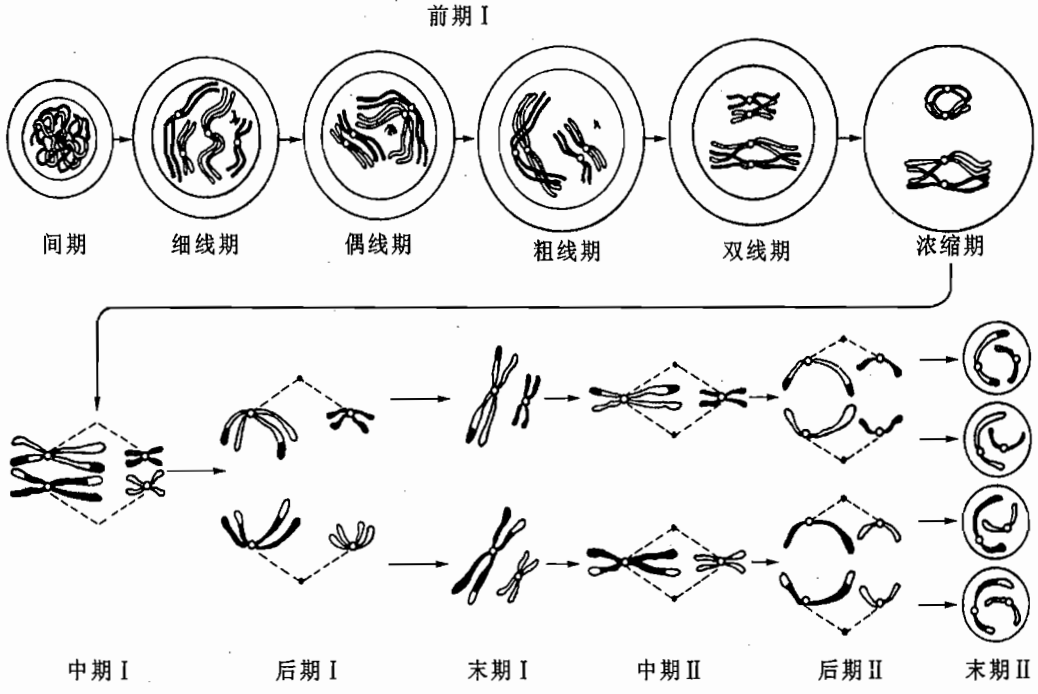


图 5.12　减数分裂过程示意图

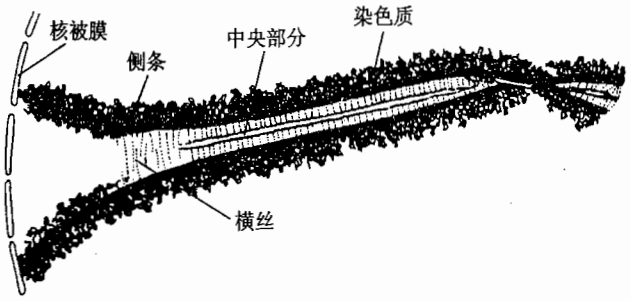


图 5.13 联会丝复合体

体含有两条姐妹染色单体,因此每一个二价体含有 4 条染色单体故称四分体。在这个时期,非姐妹染色单体间可能发生交换(crossing over),即遗传物质发生了局部的互换。

双线期(diplotene)中,染色体继续变短变粗,而且二价体中配对的同源染色体趋向分开,在非姐妹染色体间出现交叉结(chiasma)即非姐妹染色单体在若干处相互缠结。交叉结的出现是发生交换的有形结果。此时联会复合体消失。

前期Ⅰ的最后是浓缩期(diakinesis),也称终变期。此时染色体螺旋化程度更高,变得更加粗而短,分裂进入中期。

前期Ⅰ中的双线期后,在两个同源染色体分开时,交叉也消失(图 5.14)。此时核被膜、核仁解体,中心粒完成复制。两个中心体分别移向细胞两极,纺锤体形成,至此,前期Ⅰ结束。在植物细胞的减数分裂过程中,不形成中心体,其他与动物细胞相同。

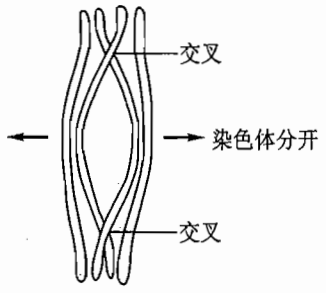


图 5.14 染色体交叉 在染色体彼此分离拉开时而消失

前期Ⅰ时间很长。男人精子发育过程中前期Ⅰ约持续二十几天。女人在降生时产生的卵母细胞(初级卵母细胞)就已经进入前期Ⅰ(双线期),以后停止发育,一直到性成熟时(约 14 岁)才开始逐月排卵,受精后则依次完成减数分裂,受精卵发育成胚胎(参看 16.2.3)。

中期Ⅰ:各个二价体排列在赤道板上,纺锤丝连着着丝粒将染色体拉向两极。

后期Ⅰ:二价体中的同源染色体彼此分开,移向两极,但同源染色体各成员各自的着丝粒并不分开。

末期Ⅰ:进入子细胞中的染色体具有两条染色单体。染色体又渐渐解开螺旋,核蛋白纤丝折叠程度降低,又变成细丝状。

间期Ⅰ:时间极短,无 DNA 合成,当然无染色体复制(图 5.12 中未示出)。

(3) 第二次分裂——减数分裂Ⅱ

前期Ⅱ:情况与有丝分裂的前期一样,每条染色体具有两条染色单体(图 5.12 中未示出)。

中期Ⅱ→后期Ⅱ:中期Ⅱ与有丝分裂的中期相同。进入后期Ⅱ则发生重要变化,含有两条染色单体的染色体的着丝粒一分为二,并彼此分开。随后每条染色单体随机地走向两极。此时期的染色体实际上只是二价体阶段的“染色单体”,只含有一条核蛋白纤丝,即含有一个完整的 DNA 分子。

末期Ⅱ:4 个子细胞形成。

减数分裂的全过程是细胞分裂两次,DNA 只复制一次,因此其结果是形成 4 个子细胞,每个子细胞中只有 n 条染色体。

减数分裂与有丝分裂相比较,有两点不同。第一,有丝分裂是 DNA 复制一次,细胞分裂一次;减数分裂是 DNA 复制一次,而细胞分裂二次。前者产生 2 个 $2n$ 的细胞,后者产生 4 个 n 的细胞。第二,因为染色体的行为不同,所产生细胞的倍性不同。有丝分裂中,同源染色体单独行为,没有联会;每一染色体复制为二,分配到两个子细胞中,子细胞得到和亲本同样的一组染色体。减数分裂有联会,即每一染色体复制成 2 个染色单体,在减数分裂Ⅰ期间不分开。同源染色体又配对而成四分体,然后经交叉、重组等过程,2 个同源染色体(各含两个染色单体)分别进入 2 个子细胞。结果每个子细胞中只含每对同源染色体中的一个染色体,所以是单倍性的。

2. 不同生物减数分裂发生时间不同

不同生物体内,减数分裂发生的时间可分为 3 种类型:终末的减数分裂、起始的减数分裂和中间的减数分裂。

终末的减数分裂发生在形成配子之前。各种动物和人的受精卵为二倍体,通过有丝分裂和细胞分化而

发育成二倍体的动物体($2n$)。动物体的二倍性初级性母细胞(初级精母细胞和初级卵母细胞)经减数分裂产生单倍性的配子。

起始的减数分裂发生在衣藻、绿藻等藻类中。受精卵(合子)不发育成二倍体的营养体,而是直接进行减数分裂而成为单倍体的营养细胞或营养体(n)。营养细胞进行有丝分裂而成为单倍体的配子(n),配子结合又成合子($2n$)。

中间的类型是植物。它们的合子经过有丝分裂而成为二倍体的孢子体植物,就是我们日常见到的花草树木。孢子体产生孢子母细胞,孢子母细胞才发生减数分裂而成单倍体的配子体植物,即花粉粒或胚囊(n)。这些在第三篇中还有阐述。

3. 减数分裂丰富基因组合

植物和动物都是由受精卵发育而来的,受精卵中有来自父本和母本的 2 组染色体,每一对染色体中一个来自父本,一个来自母本。减数分裂时,各对染色体中的 2 个染色体随机地分配到子细胞中去,因而所生的配子,其染色体组是多种多样的。基因是在染色体上的,因而配子的基因组合也是多种多样的。只要每对同源染色体,在一个基因座上,有两个不同的等位基因,那么,一个生物如果有 2 对染色体($n=2$),减数分裂可产生 $2^2=4$ 种配子,如果有 3 对染色体($n=3$),减数分裂就可产生 $2^3=8$ 种配子。人有 23 对染色体($n=23$),人的精子和卵子就都有 $2^{23}=8\ 388\ 608$ 种,也就是有这么多种基因组合。这还没有考虑染色体的交换:考虑到交换,每对同源染色体上有若干个基因座,其上又有不同的等位基因,基因组合就远不止此数。配子变异多,后代的变异自然也多,这就为自然选择提供了丰富的材料,有利于生物的进化。

5.3 个体发育中的细胞

1. 细胞分化

多细胞和单细胞真核生物的细胞,在基本结构和代谢活动方面相似,但也有不同。单细胞生物是在单个细胞范围内发展了生命活动所需要的全部结构功能。因此,单细胞真核生物的细胞是最复杂的细胞。单细胞生物的细胞分裂总是和生殖有关,它所产生子细胞即为新一代的个体或者是形成新一代个体的孢子或配子。多细胞生物则不同,它们的细胞分裂所产生的子细胞要转变成各种各样的细胞,也就是要发生分化(differentiation)。在多细胞生物个体发育过程中,细胞的有丝分裂承担着细胞增殖的功能。细胞分裂后所产生的子细胞要转变成形态结构和功能特化的细胞,这些特化的细胞再组合成执行不同功能的组织器官和器官系统。

细胞分化是在个体发育过程中,新生的细胞产生形态结构和功能上的稳定性差异,形成不同类型细胞的过程。我们以植物为例加以说明。植物个体发育早期即处于胚胎时期,细胞都是有分裂能力的。在继续发育过程中,大多数细胞续分化失去分裂能力,只有少数细胞仍然保留有分裂能力。这样的组织即为分生组织。处于苗端和根端的分生组织经常处于活跃状态,不断产生新的细胞。

胚胎细胞和分生组织细胞都很幼嫩,它们的细胞壁很薄,细胞质浓厚,没有或只有很小的液泡,彼此紧密相接,没有细胞间隙,由这些幼嫩细胞分化成各种类型的特化细胞。如图 5.15 所示,表皮组织的细胞呈扁平状,彼此交错镶嵌成一层或多层表皮,覆盖于叶、新生根和茎的表面,表皮各有一层角质膜,防止水分过度蒸发。表皮下的栅栏组织和海绵组织细胞,壁薄,液泡大,排列松散,细胞中含有叶绿体,能进行光合作用。有些细胞,细胞壁局部(如厚角组织的细胞)或全部(如厚壁组织的细胞)加厚,木质化,在植物中起着机械支撑作用。石细胞的壁大大加厚,是死细胞,它们常常出现在坚果和种子的硬壳中。木质部中细长的导管和管胞是运输水的通道,韧皮部中的筛管是运输营养物质的通道,有了这些维管组织的细胞,水分、无机盐、营养物质才能在植物体中作远距离的运输。这些在 17 章中还有详述。

2. 细胞凋亡

在多细胞生物体器官发生过程中,不仅需要细胞增殖和细胞分化,有时还需要主动地删除掉一些组织、细胞。凋亡(apoptosis)就是指细胞在发育过程中发生程序性死亡。脊椎动物肢体发育过程中一个引人注意的现象,就是通过指(或趾)间的细胞发生凋亡,而形成正常的肢体。如图 5.16 所示,人的胚胎发育过程中,手指本是相连的,后来指间的细胞凋亡了,手指就分开了。在鸡胚胎趾骨之间细胞凋亡较多,而鸭胚胎趾骨之间细胞凋亡较少,这显然是和它们体足趾的形态是吻合的。鸡趾间无蹼,适于陆栖步行;鸭前三趾有蹼,适于划水。

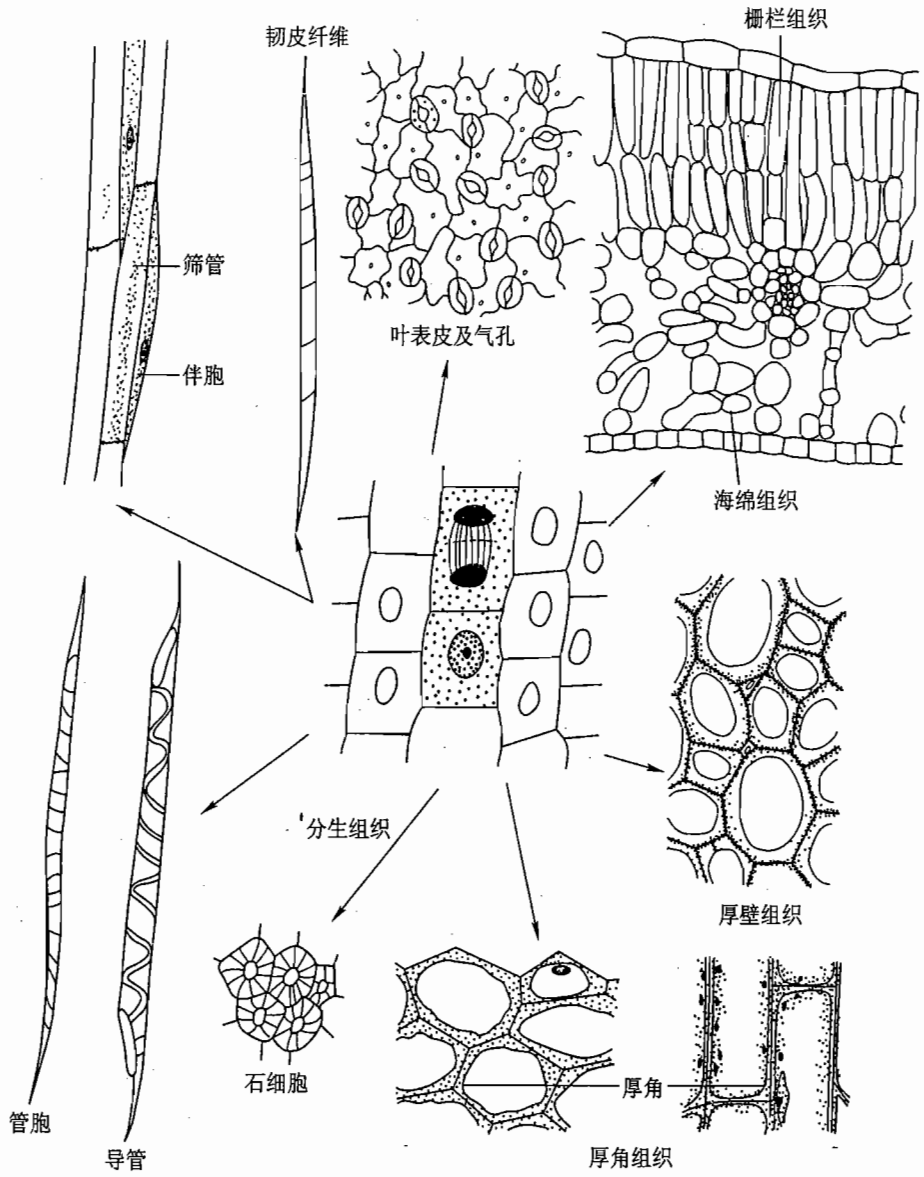


图 5.15 植物的分生细胞分裂后能分化成各式各样的细胞(这些细胞将在 17 章中详述,此处只是说明植物细胞的多种多样)

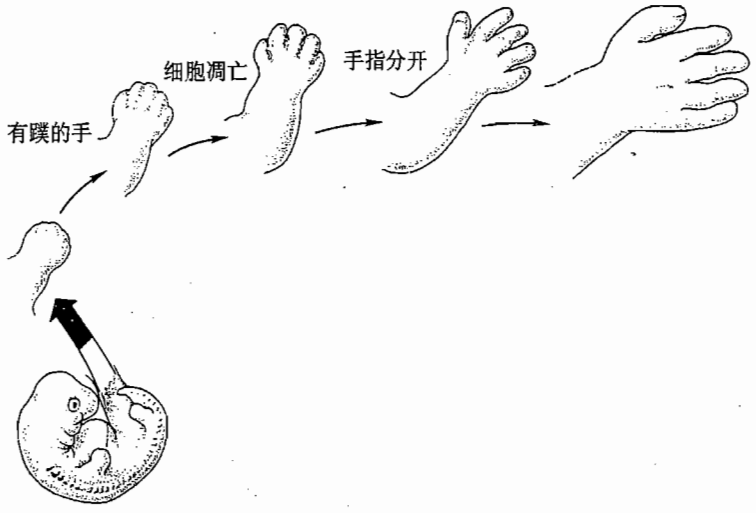


图 5.16 人胚胎发育中手指间蹼细胞的凋亡(引自 Postlethwait 和 Hopson,1989)

哺乳动物出生以后脑的基本结构已经出现。但在脑的许多区域,初期产生的神经元数目大大超过了发育期以后留存下来的神经元数目。在大脑发育及其神经网络构建过程中,估计有 50% 的神经元凋亡,那些凋亡的神经元正是没有和靶细胞建立起联系的神经元。经过了这样对神经元数目的调整,才构建起成熟的神经网络。

3. 细胞全能性和干细胞

多细胞个体的细胞都是来自受精卵。有丝分裂的精确机制,使每一个细胞都有一套完整的遗传信息。1972 年科学家将植物的体细胞在适宜的条件下,培养出正常的植株。1997 年科学家又将羊的乳腺细胞的细胞核植入去核的卵细胞中,成功地克隆了“多莉”羊。这些都证明在分化了的动植物细胞中,它的核仍然具有全能性(totipotency),然而至今尚不能使动物体的细胞形成一个完整的个体。

在植物的成体中,始终保留有分生组织,即使已分化的细胞在受到刺激后仍会恢复分生能力。例如在受伤面上,薄壁组织恢复细胞分裂,形成愈伤组织。

在动物方面,随着胚胎发育,细胞逐渐丧失了发育成个体的能力,仅有少数细胞依然有分化成其他细胞类型以及构建组织和器官的能力,这类细胞称为干细胞(stem cell)。受精卵和早期卵裂球细胞具有发育为完整个体的能力,是全能干细胞(totipotent stem cell)。当胚胎发育到囊胚时,其干细胞具有分化为各种细胞类型的能力,是多能干细胞(pluripotent stem cell)。在一些动物成体组织中也存在有干细胞。它们具有分化成某些组织细胞类型的能力,称为组织干细胞(tissue stem cell)。

在红骨髓中有一种能分化为各种血细胞的组织干细胞,是多能干细胞。它一方面能经过有丝分裂更新自己,一方面转化为淋巴干细胞(lymphoid stem cell)和髓样干细胞(myeloid stem cell)。淋巴干细胞分化为 T 细胞和 B 细胞。髓样干细胞分化成红细胞、各种白细胞和血小板。产生白细胞的干细胞发生癌变,就导致白血病。这是一种致死的疾病。设法将患者已癌变的骨髓细胞破坏掉,再将合适供体的骨髓或者从骨髓中分离出来的多能干细胞移植到患者体内,是治疗白血病的有希望的途径。

从非常幼龄的哺乳类胚胎中分离得到的胚胎干细胞(embryonic stem cell, ES 细胞)有重要意义。ES 细胞能分化产生胚胎中的各种结构,因此在医学中有重要的应用价值。

4. 细胞衰老

多细胞生物体的细胞经过有限次数的分裂以后,进入不可逆转的增殖抑制状态,它的结构与功能发生衰老性变化。20 世纪 60 年代初,经过大量实验发现了动物细胞,至少是体外培养的细胞,其分裂能力和寿命都是有一定限度的,如体外培养的人的二倍体细胞,只能培养存活 40 ~ 60 代。在体内,随着个体发育,细胞逐渐进入衰老状态。衰老细胞在结构和功能上发生一系列变化:如核被膜内折、染色体固缩、线粒体和内质网减少、膜流动性降低等。

细胞增殖、细胞分化、细胞凋亡、细胞衰老都建立在物质代谢和能量转换的基础之上,并受控于生物体的信息系统。它们紧密关联,在时间上和空间上整合成一个有序的严格受控的整体。

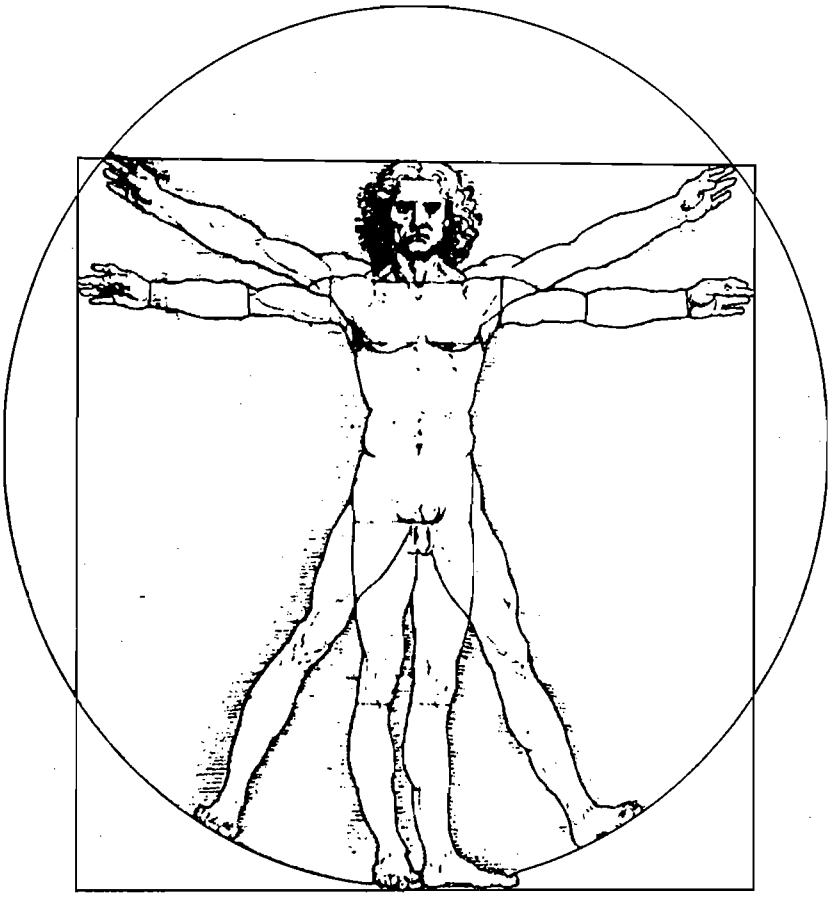
思考题

1. 如果用一种阻止 DNA 合成的化学试剂处理细胞,那么细胞将停留在细胞周期的哪个阶段?
2. 红细胞的寿命为 120 天,一个成年人平均约有 5 L 血液。假定每毫升血液中有 500 万个红细胞,那么每秒钟需要产生多少个新的细胞才能保证血液中红细胞含量正常。
3. 什么时候染色体是由两个完全相同的染色单体组成的?
4. 在有丝分裂的细胞周期中,细胞先将染色体加倍,然后进行有丝分裂。结果是两个子细胞中的染色体数和母细胞中的一样。另一种可能的方式是细胞先分裂,然后在子细胞中复制染色体。这样会发生什么问题?你认为这样的细胞周期是否和你学过的细胞周期一样好?(提示:从生物进化的角度考虑)
5. 癌症的原因就是细胞周期失去控制,因而细胞无限制地分裂。全世界每年用于研究治疗癌症的药物方面要花费大量经费。而用于防癌的经费则少得多。生活方式的改变有助于防癌吗?预防癌症的可能途径有哪些?

第2篇

动物的形态与功能

6 高等动物的结构与功能
7 营养与消化
8 血液与循环
9 气体交换与呼吸
10 内环境的控制
11 免疫系统与免疫功能
12 内分泌系统与体液调节
13 神经系统与神经调节
14 感觉器官与感觉
15 动物如何运动
16 生殖与胚胎发育



6 高等动物的结构与功能

6.1 动物是由多层次的结构所组成的

6.2 动物的结构与功能对生存环境的适应

6.3 动物的外部环境与内部环境

维萨里(A. Vesalius 1514—1564)
比利时人,近代解剖学的奠基者

动物的种类很多,形态各异。从原始的简单的动物到高级的复杂的动物,如脊椎动物中的哺乳动物,动物的结构与功能越来越复杂。

原生动物和其他单细胞原生生物的全部生命活动都是在一个细胞内完成的。这个细胞的原生质分化为若干个具有各种功能的细胞器,各司其职,维持细胞的生命。

由单细胞的原生动物到多细胞动物是一个飞跃。在一些最简单的多细胞动物中开始出现细胞的分化,有些细胞与营养活动有关,有些细胞与生殖活动有关。进一步在一些简单的多细胞动物中出现由细胞组成的组织(tissue)。

在多细胞动物中由组织进一步组成器官(organ),这是一个重要的进步。器官由多种组织组成,以完成一种或几种特定的功能。例如,扁虫就具有一些功能不同的器官,如眼点、消化管、生殖器官等。

动物机体的更高层次是由多个器官组成系统(system)以完成相关的功能,例如,循环系统、消化系统、呼吸系统等。

本篇主要以高等脊椎动物为代表来考察动物的结构与功能。

6.1 动物是由多层次的结构所组成的

6.1.1 组织是由一种或多种细胞组合而成的细胞群体

细胞是构成动物体的基本单位，细胞在动物体内是有序组合的。一种或多种细胞组合成组织，在机体内起某种特定的作用。脊椎动物体内有 4 种基本组织，它们是上皮组织(epithelial tissue，epithelium)、结缔组织(connective tissue)、肌肉组织(muscle tissue)和神经组织(nervous tissue)。

1. 上皮组织覆盖在身体及其各部分的表面上

上皮组织由上皮细胞构成。上皮细胞与上皮细胞之间紧密相连，形成连续的片状结构，覆盖在与外界接触的表面上。在人体的外表面、体腔的内表面和各种管道的内表面都有上皮组织覆盖。

上皮细胞有多种类型，如细胞的形状有扁平形、柱形、立方形等；如细胞的排列有的是单层排列，细胞排列整齐，一端为游离面，有的游离面上有纤毛；有的细胞重叠排列为多层(图 6.1)。不论单层上皮或复层上皮其底部都有一层基膜(basement membrane)将上皮组织与其下的结缔组织分隔开来。无脊椎动物的上皮组织一般只有单层细胞，脊椎动物的上皮组织有单层的，也有多层的。

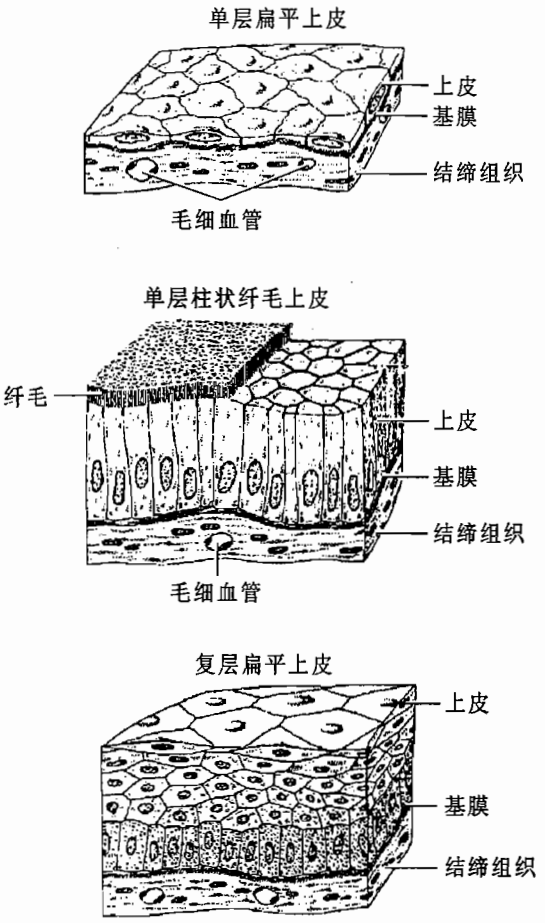


图 6.1 上皮组织(仿 Junqueira，1980)

上皮组织有保护、吸收和分泌作用。有的上皮细胞特化，具有分泌功能。这些细胞有的分散在其他的上皮细胞之中，如小肠黏膜上的分泌细胞；有的分泌细胞集中形成腺体。由上皮细胞形成的腺体又分两类，一类为有管腺，细胞分泌物可由管道排到体外；另一类为无管腺，细胞分泌物扩散进入血管(图 6.2)。

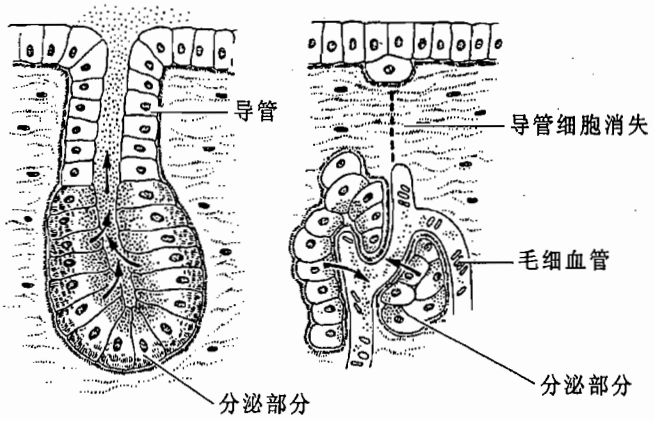


图 6.2 有管腺与无管腺(仿 Junqueira，1980)

2. 结缔组织联结与支持其他的组织

结缔组织由多种细胞、3 种蛋白质纤维和无定形的基质构成。结缔组织的细胞有固定的和游走的两类：固定的细胞有成纤维细胞、巨噬细胞、脂肪细胞等，游走的细胞有单核细胞、淋巴细胞、浆细胞等。游走的细胞可以与血液中的同类细胞交换。

3 种蛋白质纤维为有弹性的弹性纤维、有韧性的胶原纤维，以及分支成网状的网状纤维。

无定形的基质有不同的成分，其物理性质的差异也很大。

以上这些成分所组成的结缔组织可分为疏松结缔组织(loose connective tissue)、致密结缔组织(dense connective tissue)等几类。

在疏松结缔组织中，3 种蛋白质纤维交织成疏松的网形，其间是固定的细胞和无定形的基质。疏松结

缔组织广泛存在于多种器官之中和组织之间,起着联络和固定的作用(图 6.3)。

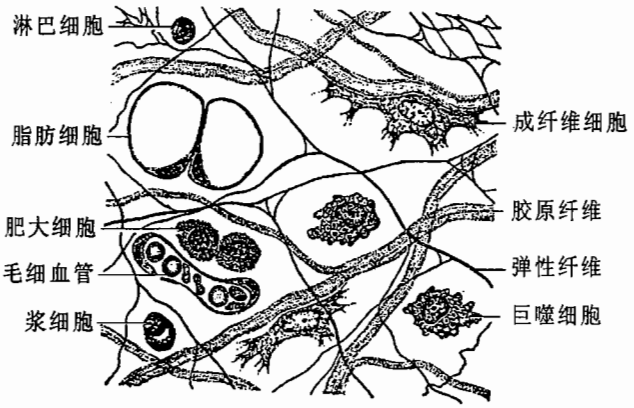


图 6.3 疏松结缔组织(引自北京师范大学等,1981)

致密结缔组织由密集的胶原纤维和丰富的成纤维细胞构成,弹性纤维和无定形基质甚少,韧带和肌腱是典型的致密结缔组织(图 6.4)。

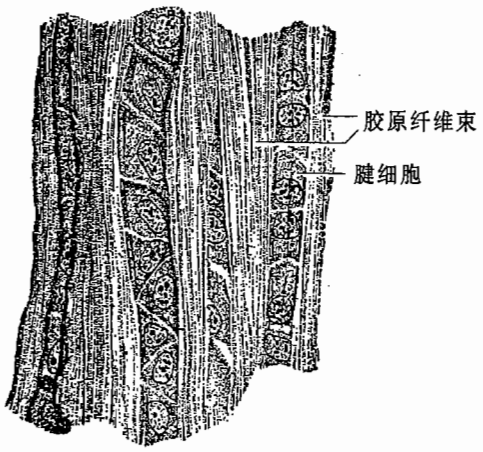


图 6.4 致密结缔组织(肌腱)(引自北京师范大学等,1981)

软骨(cartilage)是一种结缔组织,软骨的基质呈凝胶状,既坚韧又柔软,软骨细胞嵌埋在其中(图 6.5)。

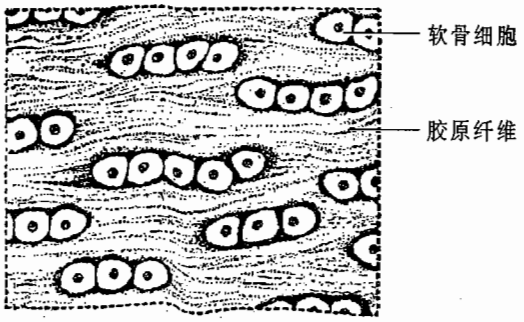


图 6.5 软骨(引自北京师范大学等,1981)

骨(bone)也是结缔组织,由骨细胞和基质构成。骨基质中有大量的钙盐沉积,因而坚硬,承重力强。

脂肪组织(adipose tissue)就是以脂肪细胞为主要成分的疏松结缔组织。

血液(blood)也是一种结缔组织。血液是由血细胞和液态的基质组成的,在血管中流遍全身。

3. 肌肉组织在动物的运动中发挥作用

肌肉组织由肌细胞组成。肌细胞的特点是可以收缩,因此肌肉组织是动物体内有收缩力的组织。

脊椎动物的肌细胞分 3 类:横纹肌细胞、心肌细胞和平滑肌细胞。横纹肌细胞呈圆柱形,直径 10 ~ 100 μm,长可达数厘米,多核,在光学显微镜下可见明暗交替的横纹。若干肌细胞被结缔组织包围成肌束,若干肌束又被结缔组织包围形成肌肉。肌肉两端通过肌腱附着在骨骼上,故又称骨骼肌(skeletal muscle)。

心肌(cardiac muscle)细胞呈短柱状,有分支,并相互连接成网。直径为 6 ~ 22 μm,长 20 ~ 150 μm,单核。心肌细胞也有横纹。心肌细胞组成心脏的肌肉层。平滑肌(smooth muscle)细胞呈梭形,直径 2 ~ 20 μm,长 20 ~ 200 μm,核在细胞中心,在显微镜下看不到横纹。大多数平滑肌细胞排列成束状或片状,组成内脏器官的肌肉层(图 6.6)。

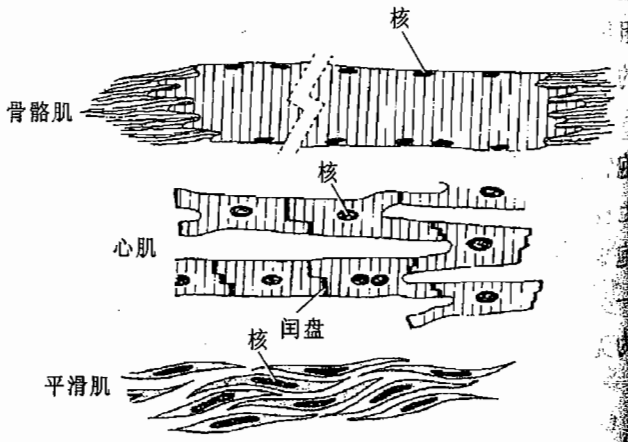


图 6.6 肌肉组织(骨骼肌、心肌和平滑肌)(引自 Junqueira,1980)

4. 神经组织构成一个通讯网络

神经组织由神经细胞和神经胶质细胞组成(图 6.7)。

神经细胞又称神经元(neuron),包括胞体和突起两部分。胞体有球形、梭形、星形等类型。突起又分两类,一类较短而且分支多,称为树突;另一类则较长,称为轴突。一个神经元只有一个轴突。神经元

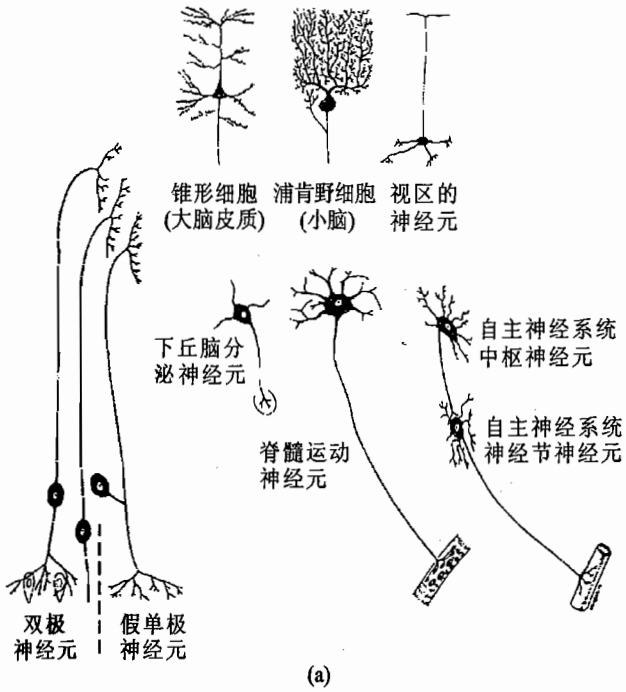


图 6.7 各种类型的神经细胞(a)和神经胶质细胞(b)(a 引自 Junqueira,1980;b 引自北京师范大学等,1981)

能感受刺激并传导神经冲动,在人体内起着控制和调节的作用。

神经胶质细胞(glial cell)的数量多于神经元,广泛存在于神经组织中。神经胶质细胞也有突起,但无树突和轴突之分,对神经元起支持、营养、屏障等多方面的作用(图 6.7)。

6.1.2 多种组织构成有特定功能的器官

几种组织可结合形成有特定功能的器官。以人胃的结构为例加以说明。胃是消化管膨大的部分,一端经贲门与食管相通,一端经幽门与十二指肠相通。胃又可分为胃底、胃体、胃窦、幽门窦、小弯及大弯等部分(图 6.8)。胃和消化管其他部分如小肠、大肠一样,由浆膜层、肌(肉)层、黏膜下层、黏膜层等组成(图 6.9)。

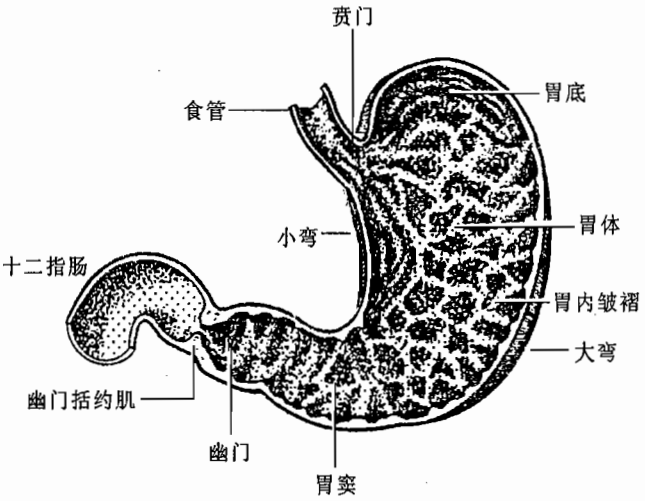


图 6.8 胃(仿 Hobsley,1982)

浆膜层在消化管的最外层,它是由一薄层结缔组织上面覆盖一层扁平上皮组织构成的,可以分泌浆液。

肌肉层由平滑肌构成,又分纵行肌层、环行肌层、斜行肌层。

黏膜下层主要由疏松结缔组织构成,其中还有血管、淋巴管和神经。

黏膜层是消化管的最内层。它的表面由上皮组织构成,其中一部分上皮细胞是分泌细胞,分泌消化液,有的还集中形成消化腺。上皮组织的下面是一层结缔组织,结缔组织的下面还有一薄层平滑肌。

由此可见,胃是由上皮组织、肌肉组织、结缔组织和神经组织构成的。

6.1.3 若干个相关的器官又组成一个能完成特定功能任务的系统

每个系统都包含一系列的器官。例如,消化系统就包括口腔、食管、胃、胰、肝、小肠及大肠等。

人体至少可以分为 11 个功能系统,它们是:皮肤系统、骨骼系统、肌肉系统、消化系统、循环系统、淋巴和免疫系统、呼吸系统、排泄系统、内分泌系统、神经系统和生殖系统。

皮肤系统(integumentary system)由皮肤构成,包围在人体的外表面,起着保护身体不受外物侵害,保持

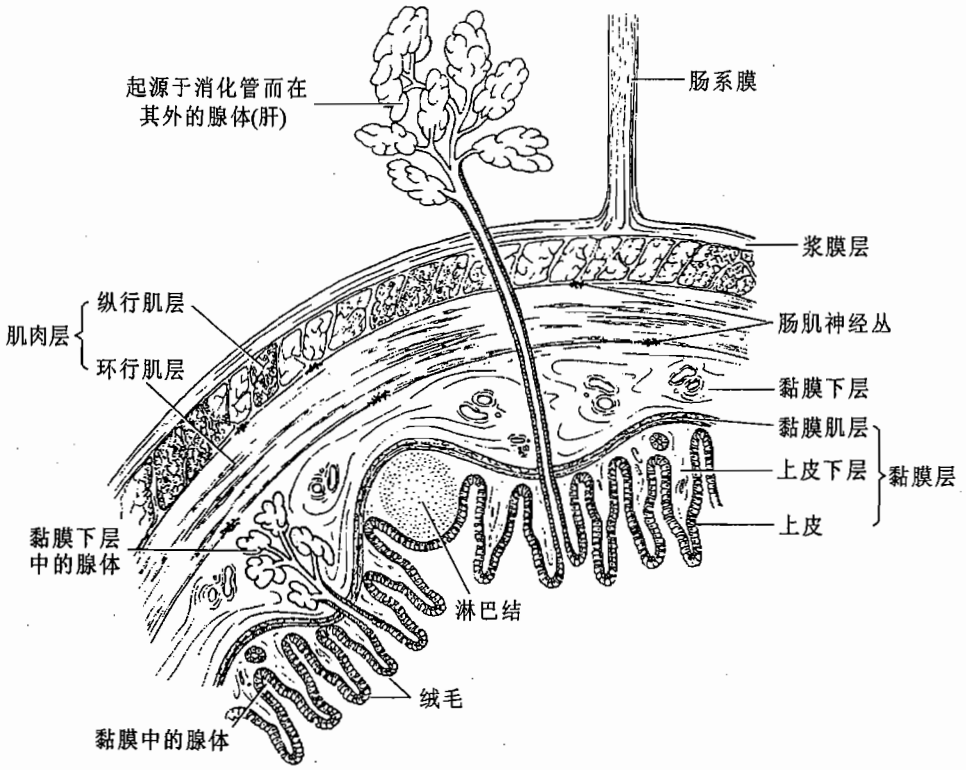


图 6.9 肠壁的结构(仿 Ham,1957)

体内环境稳定的作用(图 6.10(a))。

骨骼系统(skeletal system)是由全身 206 块骨骼构成的,在体内支撑全身,保护内脏器官,并与肌肉系统一道组成人体的运动系统(图 6.10(a))。

肌肉系统(muscular system)是由全身 600 多块附着在骨骼上的骨骼肌构成的。骨骼肌一般都是通过肌腱附着在不同长骨的端点,它们的收缩可以引起身体的运动(图 6.10(b))。

消化系统(digestive system)是由口腔、食管、胃、十二指肠、小肠、大肠、直肠以及多种消化腺组成的,在体内执行消化食物并吸收营养素的任务(图 6.10(c))。

循环系统(circulatory system)由心脏、动脉、静脉、毛细血管以及其中的血液构成,将血液输送到全身各处,也就将血液中的营养物质输送到全身,并从全身将代谢产物运送出来(图 6.10(d))。

淋巴和免疫系统(lymphatic and immune system)由脾、胸腺、骨髓、淋巴结、淋巴管和毛细淋巴管以及其中的淋巴和白细胞构成,在体内起保卫身体抵抗病原体的侵害的作用(图 6.10(e))。

呼吸系统(respiratory system)包括鼻腔、喉、气管、支气管、肺等器官。由于胸廓和膈的运动带动肺扩张,从体外吸入氧,再通过血液循环将氧运送到全身的细胞,血液循环又从全身收回二氧化碳通过肺排到体外(图 6.10(f))。

排泄系统(excretory system)由肾、输尿管、膀胱、尿道等器官构成,将流经肾的血液中的代谢废物,如含氮废物等,排出体外,维持体液渗透压的平衡和内环境的稳定(图 6.10(g))。

内分泌系统(endocrine system)包括下丘脑、垂体、甲状腺、胰、肾上腺等腺体,分泌一些特定的化学物质来调节身体的生长、发育、代谢、应急和生殖等活动(图 6.10(h))。

神经系统(nervous system)可分为中枢神经系统和周围神经系统,接受体内外环境的刺激,产生应答反应,调节身体功能以适应内外环境的变化(图 6.10(i))。

生殖系统(reproductive system)分别由男女内外生殖器构成,分别产生雄配子和雌配子,受精后发育成胚胎,完成延续种族的任务(图 6.10(j))。

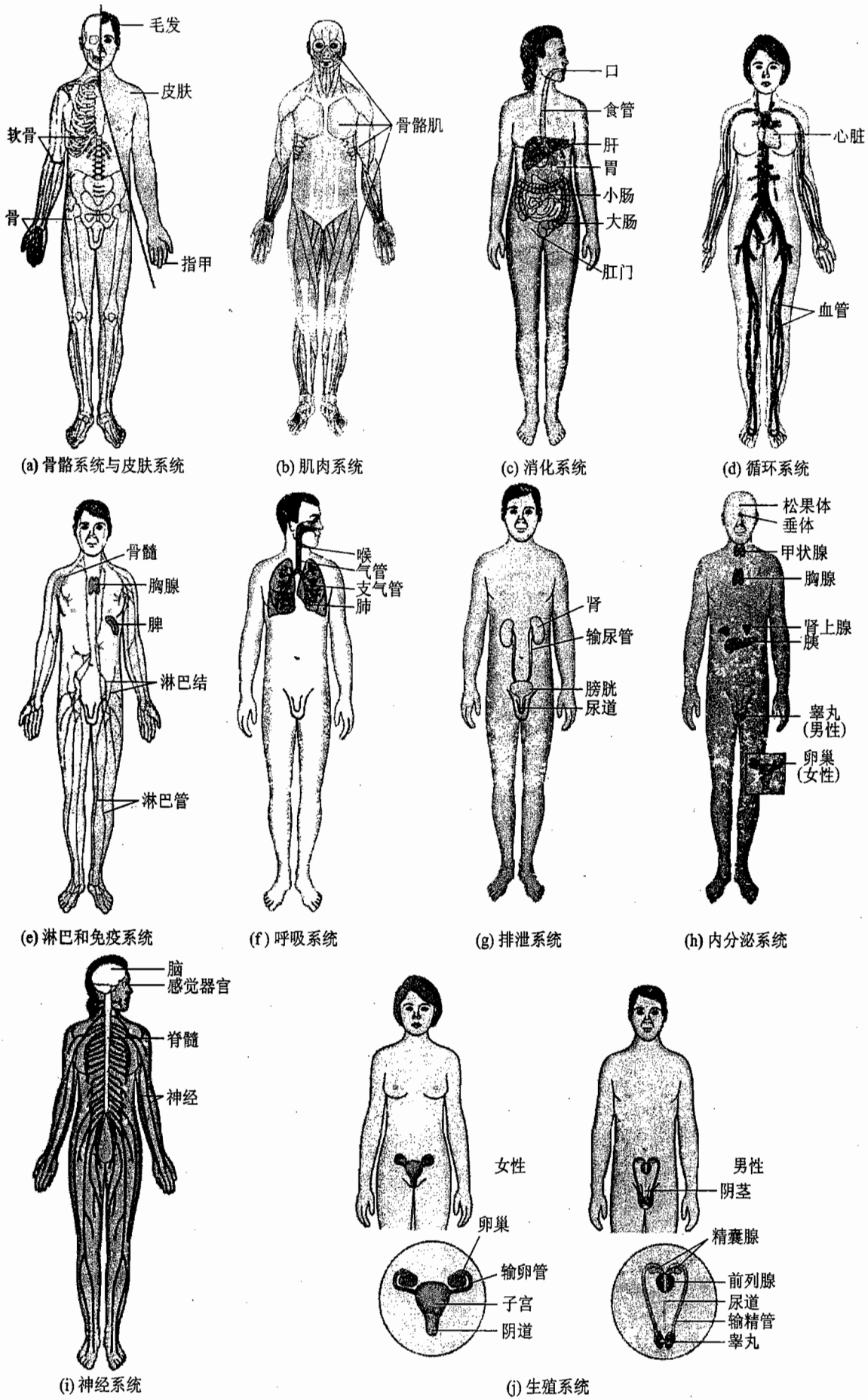


图 6.10 人体的各个系统(引自 Campbell 等,2000)

6.2 动物的结构与功能对生存环境的适应

动物的外部形态以及内部结构与功能都适应于它所生存的环境。以脊椎动物中的硬骨鱼为例,硬骨鱼生活在水中,它们的体型一般呈梭形,在水中游泳可以减少水的阻力;它们全身被鳞甲覆盖,而且表皮内的单细胞黏液腺能分泌大量黏液,使鱼体保持润滑,减少游泳时与水的摩擦。这些特点都有利于硬骨鱼在水中游动前进。鱼在水中生活,需要不断吸入氧排出二氧化碳。硬骨鱼吸入氧排出二氧化碳的机制适应于水中生活。鳃是硬骨鱼的呼吸器官。水从口进入后经过鳃流出,水流方向正好与鳃板中的血流方向相反,形成逆流交换系统能高效率地既带来氧又带走二氧化碳(图 6.11)。

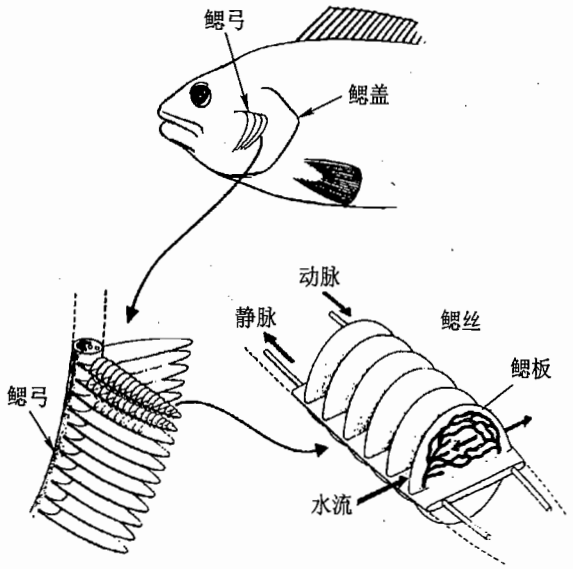


图 6.11 鳃的结构以及水流与血流的方向(仿 Schmidt-Nielsen,1990)

6.3 动物的外部环境与内部环境

6.3.1 动物必须与周围环境交换物质与能量

人类和其他的动物要维持生命,必须从外界获得食物来提供生命活动所需的能量和组建身体的有机物。动物的新陈代谢活动产生的代谢废物必须排到体外。新陈代谢活动所产生的能量也会以热能、机械能、光能等形式释放到体外。所以动物生命活动的过程就是不断从周围环境中摄取能量和有机物的过程,同时也是不断地从体内向周围环境排放代谢废物并释放能量的过程。这个过程不能终止,终止便意味着生命的结束。

6.3.2 动物必须维持内部环境的稳定

单细胞的原生动物(如变形虫)和简单的多细胞动物(如水螅)的细胞能直接与外部环境接触,所需的食物和氧直接取自外部环境,而代谢产生的废物也直接排到外部环境中去。但复杂得多的多细胞动物的绝大多数细胞并不能直接与外部环境接触,它们周围的环境就是动物体内的细胞外液,首先是组织液。组织液充满了细胞与细胞之间的间隙,又称细胞间液。细胞通过细胞膜直接与组织液进行物质交换,而组织液又通过毛细血管壁与血浆进行物质交换。血浆在全身血管中不断流动,再通过胃、肠、肾、肺、皮肤等器官与外界进行物质交换(图 6.12)。

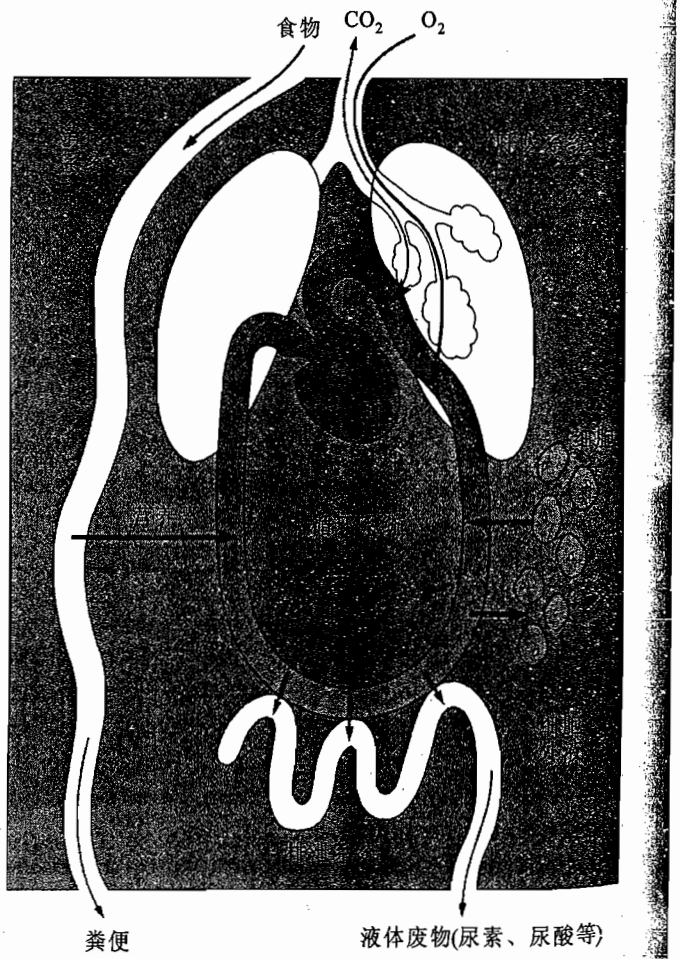


图 6.12 多细胞动物的细胞与外部环境之间的物质交换(仿 Levine,1991)

1857年法国生理学家贝尔纳(Claude Bernard,1813—1878)首先指出,细胞外液是机体细胞直接生活于其中的环境,而这种细胞外液就是身体的内环境(internal environment)。虽然机体的外部环境经常变化,但内环境基本不变,这给细胞提供了一个比较稳定的物理、化学环境。贝尔纳认为,"内环境的稳定是独立自由的生命的条件"。"所有的生命机制不论如何变化都只有一个目的,就是在内环境中保持生命条件的稳定。"贝尔纳关于内环境相对稳定是细胞正常生存的必要条件的论断是生物学的一个重要的基本概念。这主要是由于细胞的代谢过程基本上都是酶促反应,要求最合适的温度、pH,要求一定的离子浓度、底物浓度等。失去了这些条件,代谢活动就不能正常进行,细胞的生存就会出现危机。

6.3.3 反馈调节在稳态中起重要的作用

1926年美国生理学家坎农(Walter Bradford Cannon,1871—1945)发展了维持动物机体内环境稳定的概念。他强调指出,这种稳定状态只有通过细致地协调生理过程才能得到。内环境的任何变化都会引起机体自动调节组织和器官的活动,产生一些反应来减少内环境的变化。他提出一个新名词——稳态(homeostasis)来概括由这种代偿性调节反应所形成的稳定状态。他认为稳态并不是意味着固定不变,而是指一种可变的但是相对稳定的状态。这种状态是靠完善的调节机制抵抗外界环境的变化来维持的。例如,当血液中葡萄糖的浓度下降时,肝就释放葡萄糖进入血液以维持一定的血糖水平。肝的活动维持着血糖浓度以及整个细胞外液中糖浓度的稳定。不仅血糖,体液中氧和二氧化碳的浓度、营养物以至代谢废物的浓度、温度等都必须维持相对的稳定,而机体的各种活动都在维持着这种相对的稳定。肝脏像一个代谢车间,根据体内的需要增加或减少释放进入血液的葡萄糖等有机物质;肺按照一定的速率吸入氧排出二氧化碳以维持动脉血中氧和二氧化碳分压的稳定;消化管将水、营养物和无机盐等摄入体内,而肾脏则把代谢废物、水和无机盐按一定的速率排出体外。总之,身体的各部分,以至构成身体的每一个细胞都以它自己的方式参与维护体内环境的稳定。

维持内环境的稳定要靠复杂的生理调节过程,这是一种自动控制的过程。在一个控制系统中还必须将输出改变后的效果送回一部分给敏感元件以调节输出,这个过程称为反馈(feedback)。反馈有两种:一种是负反馈(negative feedback),是指一个系统的输出增加的信息传送到敏感元件引起这个系统的输出减少。恒温水浴系统的反馈就是负反馈(图6.13)。当室温为25 ℃时,温度感受器A通过B发出信号给控制器C,C通过D发出信号给加热器E,E则释放热量提高水温。当水温逐渐升高,A发出的信号逐渐减弱,E释放的热量也相应减少。当水温达到设定的30 ℃时,由A发出的信号所引起的E释放的热量与恒温水浴向周围环境释放的热量相等,水浴保持恒温。

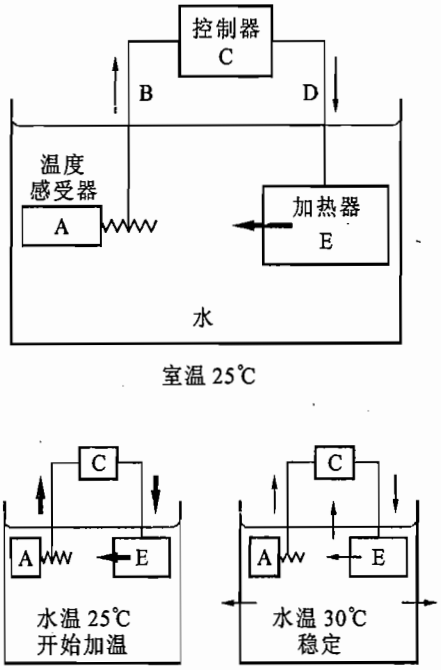


图6.13 恒温水浴的水温控制

另一种是正反馈(positive feedback),是指一个系统输出增加的信息传送到敏感元件引起输出的增加。在礼堂中,如果喇叭传出的声波一部分送入话筒,经过扩音器放大,再由喇叭输出,又送入话筒,如此往复直至产生啸叫,这是正反馈的例子。

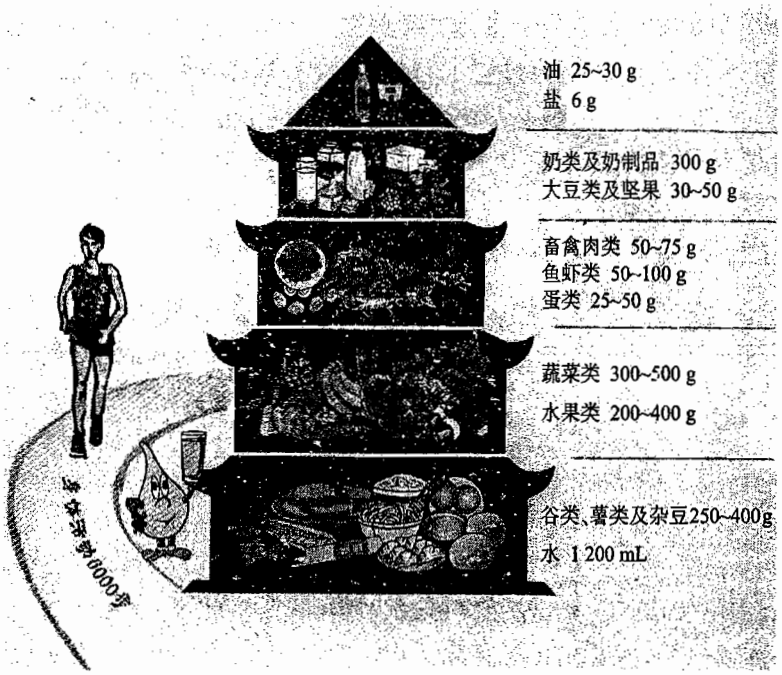
在动物体内,负反馈、正反馈的调节方式都存在。负反馈对维持稳态有重要的作用。例如,为了维持体内水量的稳定,在体内水量过多时就应增加排出的水量,在体内水量过少时就应减少排出的水量,这种调节就是通过一套负反馈机制实现的(见10.2.7)。胎儿的分娩则是一种正反馈过程(见16.3.6)。

思考题

1. 试简述动物的多层次结构。
2. 哪些动物没有多层次结构?
3. 动物为什么必须维持体内环境的相对稳定?
4. 为什么负反馈会在维持内环境的稳定中起重要作用?
5. 稳态与化学平衡有什么不同?

7 营养与消化

7.1 营养
7.2 动物处理食物的过程
7.3 人的消化系统及其功能
7.4 脊椎动物消化系统的结构与功能对食物的适应



中国居民平衡膳食宝塔（中国营养学会）

生命活动的基本特征是不断地进行新陈代谢，也就是从外界吸收有关的物质和能量，在体内组成生命物质（原生质），还要在体内氧化富含能量的物质以提供生命活动所需的能量。根据从外界吸收的物质与能量的方式之不同，生物大致可以区分为两大类：一类是绝大多数的植物，它们只从外界吸收简单的无机物（从空气中吸收二氧化碳，从土壤中吸收水和无机盐），还吸收日光作为能源，通过光合作用在体内制造有机物，提供植物本身代谢活动所需的有机物和能量。这种方式是生物自身供养自己，不依赖其他的生物，称为自养（autotrophic nutrition）。这类生物称为自养生物。另一类生物自身不能从简单的无机物制造有机物，也不能从日光中获得能量，必须从外界环境中获得有机物，并从这些有机物中获得生命活动所需的能量。这些有机物是其他生物制造的，因此这种方式称为异养（heterotrophic nutrition）。这类生物称为异养生物。动物、真菌和大多数细菌是异养生物。异养生物摄取的有机物都是来自自养生物的。例如，食肉动物（carnivore）吃食肉动物和食植动物（herbivore），食植动物吃植物，杂食动物（omnivore）既吃动物又吃植物，所以最终的食物来源都是植物。植物体内的有机物是经过光合作用等过程，利用无机物、二氧化碳和水等制造出来的。所以生命活动的能量最终都来源于太阳。

人类也和其他动物一样，必须从外界获得食物（既有动物性的，也有植物性的），来提供生命活动所需的能量和组建我们身体的有机物。人和动物所摄取的食物大多是复杂的大分子化合物。这些大分子化合物必须被分解为比较简单的小分子化合物才能被吸收进入体内加以利用。

食物中能够被人体消化吸收和利用的物质称为营养素（nutrient）。

7.1 营养

7.1.1 人体需要哪些营养素?

人体必需的营养素包括水、糖类、蛋白质、脂质(包括脂肪、胆固醇、磷脂等)、维生素和矿物质等6类。我们大多数的食物中包含蛋白质、糖类(蔗糖、淀粉等)和脂肪(表7-1)。在消化过程中它们被分解为其组成成分:糖类(淀粉、蔗糖等)被分解为六碳糖,蛋白质被分解为氨基酸,脂肪被分解为脂肪酸和甘油。这些成分穿过小肠壁进入血液或淋巴,成为构建我们自身的蛋白质、糖类和脂质等的原料,或者通过体内的化学反应提供我们身体所需要的能量。

7.1.2 人和动物生命活动所需的能量来自食物中的化学能

一般情况下,人和动物所需的能量是由糖类和脂肪提供的,只有在糖类和脂质短缺时才利用体内的蛋白质提供能量。它们在体内经过一系列的生物氧化过程,最后产生水和二氧化碳(蛋白质还产生含氮废物),同时释放出能量。放出的能量一部分是热能,另一部分是化学能。化学能转移到ATP的高能磷酸键中作为机体各种活动的能源,最终一部分转化为机械能用于做功,一部分转化为热能。图7.1说明人体内的能量转移的概况。

表7-1 食物成分表(每100 g)

食物	蛋白质/g	脂肪/g	糖类/g	热量/kcal*	食物	蛋白质/g	脂肪/g	糖类/g	热量/kcal*
籼米	7.6	1.1	77.3	350	标准粉	9.9	1.8	74.6	354
玉米	8.5	4.3	72.2	362	大豆	36.3	18.4	25.3	412
豆腐	7.4	3.5	2.7	72	马铃薯	2.3	0.1	16.6	77
油菜	2.6	0.4	2.0	22	番茄	0.6	0.2	3.3	17
黄瓜	0.6	0.2	1.6	11	圆白菜	1.1	0.2	3.4	20
瘦猪肉	16.4	32.0	0	354	瘦牛肉	20.1	10.2	0	326
鸡蛋	14.7	11.6	1.6	170	牛乳	3.3	4.0	5.0	69
带鱼	18.1	7.4		139	大黄鱼	17.6	0.8		78

* 1kcal=4.18kJ。

注:根据中国医学科学院卫生研究所编著《食物成分表》,北京:人民卫生出版社,1977。

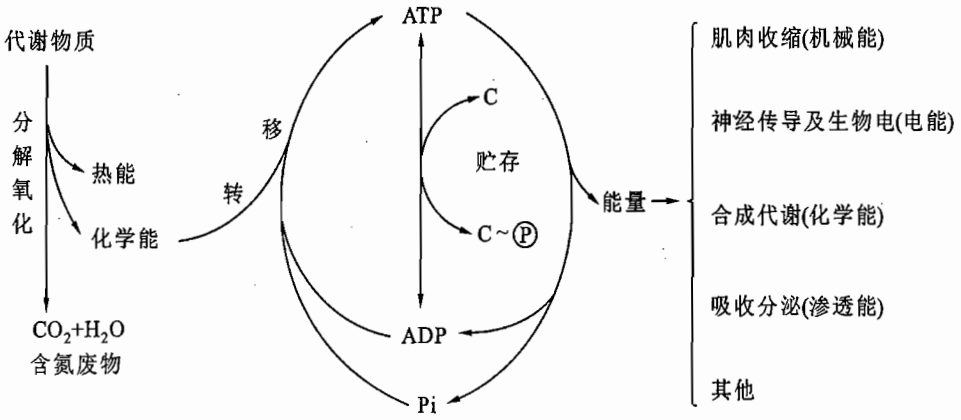


图7.1 人体能量转移图解

C:肌酸;C~Ⓟ:磷酸肌酸;Pi:磷酸根

大多数细胞所需要的能量大部分是由于六碳糖(葡萄糖)的分解,释放出储存于它的化学键中的能量来提供的。血液中的葡萄糖主要是由食物中的淀粉分解后所提供的。即使在食物中糖类(淀粉等)含量不足的情况下血液中葡萄糖的浓度也会保持在正常水平。这是由于自然选择使我们的身体具有从非糖分子制造葡萄糖的能力。蛋白质中的氨基酸可以转变成葡萄糖,脂肪中的甘油成分也可以转变为葡萄糖,脂肪酸成分也可以被作为能源物质而利用。这种转化能力很强,以致爱斯基摩人、南美洲牧人等长期食用动物性食物,很少吃糖类,却仍然健康有力,血液中葡萄糖水平保持正常。

现在准确地测量了糖、脂肪和蛋白质3种主要食物成分燃烧时所释放的热量。1g营养物质燃烧时所释放的热量称为该物质的热价。葡萄糖的热价为3.74 kcal,蔗糖的热价为3.94 kcal,淀粉的热价为4.18 kcal。各种脂肪的热价依其脂肪酸成分而定,软脂酸的热价为9.28 kcal,硬脂酸的为9.55 kcal,油酸的为9.74 kcal。动物蛋白质在热量计中每克产热5.6 kcal,但在人体内每克仅释放热4.3 kcal。这是因为蛋白质在体内并未完全氧化,这两个数值之差(每克1.3 kcal)代表了蛋白质在体内的最后产物(主要是尿素和氨)的热价。在生理学中常用这3种物质热价的平均数量,即糖和蛋白质的体内产热量为每克4.1 kcal,脂肪的产热量为每克9.3 kcal。

7.1.3 人和动物的生命活动服从能量守恒定律

人体在不同的活动中单位时间内所需能量不同。单位时间内人或动物所需要的全部能量称为代谢率(metabolic rate)。

如果人体不进行体力活动和脑力活动,只维持清醒状态,在单位时间内生命活动所需要的最低的能量称为基础代谢率(basal metabolic rate,BMR)。这些能量绝大部分用于维持心脏、肝、肾、脑等内脏器官的活动。同一个人的基础代谢率是相当稳定的,即使在不同的日子测定也是一样。

根据严格的实验测定,人和动物的生命活动服从能量守恒定律。人体活动时消耗了营养物质,释放了其中的能量,用于做功、维持体温等。人体还可能将一部分营养物质(包括其中的能量)贮存在体内。输入的能量等于输出的能量与贮存的能量之和。即

能量输入=能量输出+能量贮存

或

能量输入=输出的热能+所做的功+能量贮存

人体除维持体温和做功之外,还可能有电能或其他辐射能输出,不过数量很小,可以忽略不计。

如果能量输入大于能量输出,则能量贮存为正数,组成机体的物质增加,体重增加。

如果在禁食和静息的条件下,既没有通过吃食物而输入能量,也没有通过做功输出能量,则

能量输入=0=输出的热能+能量贮存

输出的热能=-能量贮存

即机体产生的热量来自消耗体内贮存的物质,体重减轻。

7.1.4 糖类和脂质都是构建身体所必需的

糖类在体内是能量的主要来源,但糖类也是构建细胞必不可少的成分。在细胞膜上就有糖蛋白,起着重要的作用。

脂肪是食物中的必需成分。如果食物中没有脂肪就会妨碍生长。进一步的实验发现两种不饱和脂肪酸对于维持动物的健康是必需的,它们是亚油酸(linoleic acid)和亚麻油酸(linolenic acid)。这两种脂肪酸存在于植物中,但在动物油脂中却很少。它们参与免疫过程、视觉功能、细胞膜形成和某些激素的生成。它们有促进生长、防止皮炎的作用。

脂质中的磷脂、胆固醇是细胞膜的主要成分,在生命活动中起着重要作用。

脂肪还是脂溶性维生素的来源,排除食物中的脂肪也就排除了脂溶性维生素,会影响身体健康。

7.1.5 蛋白质是建造和修复人体的原料

如前所述,我们需要食物不仅是作为能量的来源,而且还作为建造和修复我们身体的原料。我们身体的成分是经常处于不断合成和分解的稳定状态中。例如,占血浆中蛋白质45%的清蛋白大约每天更新3%,而纤维蛋白原(一种在血液凝固中起重要作用的蛋白质)每天更新25%,小肠内表皮细胞每2~4天全部更新一遍。这些更新下来的蛋白质、氨基酸大部分转变成尿素分子从尿中排出体外。粪便中也有些含氮废物,一部分是来自食物,一部分来自消化液,还有一部

分则来自更新下来的小肠内表皮细胞。充满角蛋白的角质细胞也不断地从皮肤表面脱落、损耗。因此,我们必须从体外摄取蛋白质作为建造和修复我们身体的原料。

19世纪生物学家就已发现,作为食物的成分,蛋白质可以说是最重要的、不可缺少的,因为我们的身体可以利用糖制造脂肪,或利用蛋白质、脂肪制造糖,但不能利用糖和脂肪制造蛋白质。我们必须从体外获得蛋白质,也就是说我们的食物中必须包含有足够的蛋白质。

食物中缺少蛋白质会使幼儿、少年生长发育迟缓、体重过轻,使成年人产生疲乏、肌肉消瘦、贫血、浮肿等症状。

究竟每人每天需要摄取多少蛋白质呢?

成年人每人每天每千克体重需要0.67~1 g蛋白质。而1~3岁的幼儿每人每天每千克体重需要2 g蛋白质。一个中等身材的人(体重60 kg)每天需要40~60 g蛋白质,相当于1~2 L牛奶中的蛋白质。妇女妊娠期和哺乳期每天需要蛋白质的量分别增加30 g、20 g。

7.1.6 蛋白质中的9种氨基酸是必需的营养素

是否不论什么来源的蛋白质都适合维持生命的需要呢?

19世纪人们发现,并不是所有的蛋白质都适宜于维持正常的生命活动。20世纪初英国霍普金斯(F. G. Hopskins)等只用玉米蛋白饲养小鼠,14天后小鼠便死了。他们知道这种蛋白质的组成中缺少一种氨基酸,即色氨酸,如在食物中加上这种色氨酸,动物生存时间便可延长一倍。这说明为了保证动物健康的生活不只是需要足够数量的蛋白质,而蛋白质中氨基酸的成分才是更为重要的因素。

20世纪30年代,罗斯(W. C. Rose)用组成蛋白质的某几种氨基酸饲养大鼠,大鼠活的时间不长。但用牛奶蛋白质饲养,大鼠长得很好。他分析牛奶蛋白质后发现了一种原来不知道的氨基酸,即苏氨酸,再把它加到原用的几种氨基酸中去,大鼠生长得很好。他们再用减法,将大鼠饲料中的氨基酸一种一种地减去,发现对大鼠来说,几十种氨基酸中只有9种是必需的。

20世纪40年代,罗斯又在一批大学生志愿者中进行试验,发现只要食物中含有8种氨基酸就可以维持身体健康。这8种氨基酸是:苏氨酸、赖氨酸、蛋氨酸、缬氨酸、苯丙氨酸、色氨酸、亮氨酸和异亮氨酸。这8种氨基酸是人体内不能合成的,称为必需氨基酸(essential amino acid)。后来发现,组氨酸也是人体所必需的。食物中有了这9种氨基酸,便可在体内合成其他的氨基酸。必需氨基酸是不可替代的,每一种都有它的特殊作用,缺一种就会产生严重的后果。人和动物体内并不能储存氨基酸,必需氨基酸必须在全部同时存在的情况下才能合成蛋白质。

不含全部必需氨基酸的蛋白质称为不完全蛋白质,含全部必需氨基酸的蛋白质称为完全蛋白质。动物蛋白质(除明胶蛋白质外)含全部必需氨基酸,营养价值高。有些植物蛋白质不含全部必需氨基酸,但将几种植物蛋白质混合后各种必需氨基酸相互补充,接近人体需要的比值,提高了生物学价值。在这方面我国民间有丰富的经验,例如,在玉米面中加豆粉,用两种面(玉米和小麦)做食品,都可以提高生物学价值。

7.1.7 维持身体健康的饮食必须包含多种维生素

是不是只要食物中含有蛋白质、糖和脂肪就可以维持正常健康的生活呢?

正确的答案是:否。维持正常健康的生活,还必须有维生素(vitamin)和矿物质(mineral)。维生素都是一些小分子的有机化合物。这类化合物既不是构成身体的原料,也不是提供生命活动所需能量的来源,而是身体代谢过程所必需的物质;虽然所需的量很少(每日需要量以毫克或微克计),但确是身体自身所不能制造的,必须从食物中获得。在过去几十年中对维生素进行了大量的研究,有近15种维生素的结构式已经研究清楚。它们并没有共同的结构,但都起着调节代谢过程的作用。

维生素可以区分为两类:一类是水溶性维生素,有维生素B_1、维生素B_2(核黄素)、维生素B_6(吡哆醇)、泛酸、生物素、烟酸、叶酸、维生素B_{12}和维生素C;另一类是脂溶性维生素,有维生素A、维生素D、维生素E和维生素K。

人类认识维生素是从维生素缺乏症开始的。有几种严重的疾病是由于维生素缺乏所引起的,它们是坏血病(缺乏维生素C)、脚气病(缺乏维生素B_1)、糙皮病(缺乏烟酸)、恶性贫血(缺乏维生素B_{12})、夜盲症(缺乏维生素A)和佝偻病(缺乏维生素D)(表7-2)。

表 7-2 维生素

维生素	主要来源	功能	缺乏症
B_1(硫胺素)	糙米、粗面粉、豆类、酵母、干果、坚果、心、肝、肾、瘦猪肉和蛋类	丙酮酸脱羧酶的辅酶前体	脚气病、多发性神经炎
B_2(核黄素)	心、肝、肾、肉、蛋、奶类,酵母、绿叶蔬菜、豆类	辅酶 FAD 和 FMN 的组成部分	口角炎、舌炎、睑缘炎(烂眼边)、阴囊炎等
烟酸(尼克酸、尼克酰胺)	瘦肉、肝、肾、酵母、花生、豆类、全麦	尼克酰胺是辅酶Ⅰ、辅酶Ⅱ的组成部分	糙皮病(皮炎、腹泻、抑郁)
叶酸	叶状蔬菜、肝、肾、酵母	核酸和氨基酸代谢的辅酶	巨幼细胞性贫血
B_{12}(钴胺素)	肝、肾、肉类、奶、蛋、鱼、贝类、豆豉	促进生长以及红细胞的形成,维持神经组织的健康。以辅酶的形式发挥作用	恶性贫血
C(抗坏血酸)	新鲜水果、绿叶蔬菜、番茄、猕猴桃、沙棘、酸枣	胶原蛋白合成	坏血病(牙龈出血、齿松、贫血、关节肿痛)
A(视黄醇)	蔬菜、水果、胡萝卜、蛋黄、鱼肝油	视紫红质主要成分,保持上皮组织健康	夜盲、上皮角质化
D	蛋黄、奶、鱼肝油	促进钙的吸收和骨骼生长	佝偻病、骨质疏松症
E	植物油、麦芽、绿色蔬菜、肉、蛋等动物性和植物性食物	抗氧化、防止细胞膜损伤	肌肉神经功能失常、贫血、雄性不育
K	绿色蔬菜	促进血液凝固	出血,血凝缓慢

7.1.8 多种矿物质也是维持身体健康所必需的

19 世纪末人们就已认识到食物的不可燃烧部分,即由矿物质组成的部分,也是维持生命所必需的。然而直到近几十年这种成分的重要性才日益显露出来。人们越来越认识到体内矿物质的平衡是保持健康的重要因素。

组成人体的元素有 40 余种,其中碳、氢、氧、氮占体重量的 96%,剩余的 4% 的体重是由几十种元素组成的。这些元素中有 21 种以上是人体所必需的,还有其他的若干种元素也可能起重要的作用。

所谓必需的矿物质就是那些必须由饮食供应的,对维持生命活动、促进生长和生殖有重要作用的无机物。缺了这些矿物质,人体的正常功能就会受到阻碍、引起疾病。

必需的矿物质中所含的元素又可分为常量元素和微量元素两类。必需的常量元素为钙、磷、钾、硫、钠、氯和镁。必需的微量元素有铁、锌、硒、锰、铜、碘、钼、铬、氟、硅、矾、镍和锡等。

(1) 钙 钙是骨骼和牙齿的重要成分,磷酸钙占骨骼的一半。钙离子维持肌肉和神经的正常兴奋性,参与凝血反应。钙离子还是多种生理反应的催化剂。

体内的钙与食物中的钙处在不断的更新之中,骨骼内的钙每年大约更新 1/5。因此,必须从食物中不断地摄入钙。乳和乳酪含钙丰富,又容易吸收,是钙的最好来源。整条的小鱼和鱼酱、罐头鱼制品、芝麻和黄豆及豆制品也是钙的重要来源。如前所述,钙的吸收还必须有维生素 D 的协助,如果体内缺乏维生素 D,即使食物中含钙丰富也不能被吸收。

(2) 磷 磷约占人体体重的 1%。人体中 85% ~ 90% 的磷以磷酸钙的形式沉积于骨骼和牙齿中。其余的10% ~15% 的磷则分布在所有的活细胞中。磷是一切细胞核和细胞质的组成部分,参与细胞的多项功能活动。凡是蛋白质含量丰富的食物也含丰富的磷。

(3) 钠 钠和钾对保持细胞和细胞外液之间的电化学平衡起着重要的作用。钾还参与许多酶的催化活动。

钠与氯的化合物是食盐(NaCl)。盐广泛存在于食物之中,因此食物中没有再加盐的必要,而且多吃盐

对身体有害。调查表明食盐摄入量高的人群中高血压、心脏病发病率也高。每天人均食盐量应降到 6 g，从小孩开始就应该养成少吃盐的习惯。

(4) 碘 人体的碘含量极少，大约是体重的 0.000 04%，相当于铁含量的 1%。70% ~80% 的碘集中在甲状腺中。碘是甲状腺分泌的甲状腺素的重要成分。甲状腺素促进婴幼儿的生长与发育，促进成年人的代谢过程。如果饮食中碘的供应不足，成年人便会出现甲状腺肿大的症状(大脖子病)。孕妇缺碘，所生婴儿的身体和智力的发育都会受到阻碍，如果不及时治疗会造成终身的遗憾。

海产品，如龙虾、小虾、海鱼、海带等是碘最丰富的来源。我国政府规定在食盐中加碘，以保证全体居民有充分的碘供应，防止碘缺乏症。但食物中加碘过多也会引起碘中毒，近年来国内已经发生过这类事故。

(5) 氟 氟是一种必需的营养素。微量的氟是机体正常钙化和正常生殖活动所必需的，但摄入过多的氟会产生毒害。有些地区由于土壤、饮水、食物中含氟量过高，会引发地方性氟病。我国有 20 多个省、区中都有这种高氟地区。

7.1.9 营养过剩(过度肥胖)是现在常见的病态

过度肥胖(obesity)，又称肥胖症，是身体过度蓄积脂肪的一种病态，一个人的体重超过正常 10% 还不能算是过度肥胖。体重超过标准 20% 以上才算是过度肥胖。近 30 多年来我国居民的生活水平日益提高，过度肥胖者逐渐增多。过度肥胖往往是生活方式、生活习惯造成的。在生活水平较高的人群中，由于食用过多的高热量食物和饮料，同时日常体力活动又少，所摄入食物含有的能量大大超过了人体对能量的需要。脂肪便在体内贮存下来，体重逐渐增加，直到出现不同程度的肥胖。从医学观点看来，过度肥胖是一个严重的问题。过度肥胖者较易患动脉硬化、高血压、冠状动脉疾病和糖尿病等。

现在常用身体质量指数(body mass index，BMI)来衡量身体肥胖的程度。BMI 是一个与体内脂肪总量密切相关的指标。计算 BMI 的公式为体重(kg)/[身高(m)^2]。BMI 在 18.5 ~24.9 之间为健康，大于 25 但小于 30 为体重超标，等于或大于 30 为肥胖。

目前并没有立竿见影的魔术般的减肥方法。一些减肥药的长远效果也是很可疑的。唯一合理有效的减肥办法就是减少摄入的能量和增加体育活动以提高代谢率。这一处方强调了常常被忽略的事实，就是能量平衡方程既包括能量的输入，也包含能量的输出。因此，减肥应在饮食和运动两方面都作出正确的改变，并养成良好的生活习惯，终身坚持下去。

此外，还应该指出，有些人为了追求苗条的体形盲目节食以致营养不良影响身体健康，个别人甚至出现精神性厌食症，后果严重。

7.1.10 我国居民的膳食原则

在某些西方国家中，过去曾长时间流行所谓的“三高”(高热量、高脂肪、高蛋白质)膳食结构。由于过量摄入热量、脂肪和蛋白质，加之又缺少运动，结果营养过剩，导致“文明病”流行。高血压、肥胖病、冠心病、糖尿病等非传染病发病率升高，这种趋势到 20 世纪 60 年代中期才引起严重的关注。现在他们的饮食观念已发生很大的变化，在营养上强调多样、平衡和适度。他们的膳食原则是：多样化；少吃脂肪，特别是饱和脂肪和胆固醇高的食品；吃适量的含纤维和淀粉的食品；少吃糖和盐；保持理想的体重等。

我国是一个发展中国家，过去长时间处于短缺经济的状态，食品供应不充足不丰富。近 30 年来我国的经济有了很大的发展，食品供应丰富充足，改变了过去短缺的状态。在这种情况下我们应该确立什么样的膳食结构就成了一个亟待解决的问题。有些人觉得过去太穷了，现在该吃好喝好啦，自觉不自觉地走上“三高”的道路，重复别人正在改正的错误。我们应该吸收他人的经验与教训，根据我国的国情确立我们自己的膳食结构。

中国营养学会的专家们根据营养学原则，结合国情制定了《中国居民膳食指南》(1997 年 4 月)(以下简称《指南》)，2007 年 12 月又作了修订。修订后《指南》的原则有 10 条：

(1) 食物多样，谷类为主，粗细搭配；
(2) 多吃蔬菜、水果和薯类；
(3) 每天吃奶类、豆类或其制品；
(4) 常吃适量的鱼、禽、蛋和瘦肉；
(5) 减少烹调油用量，吃清淡少盐膳食；
(6) 食不过量，天天运动，保持健康体重；
(7) 三餐分配要合理，零食要适当；
(8) 每天足量饮水，合理选择饮料；
(9) 如饮酒应限量；
(10) 吃新鲜清洁的食物。

《指南》还根据这些原则列出每天应吃各类食物的重量以宝塔式的图表直观地表现出来，名为“平衡膳食宝塔”（见章首插图及彩图）。

7.2 动物处理食物的过程

动物依靠摄食植物或动物为生。这些植物性或动物性食物都是由复杂的有机大分子如蛋白质、脂肪、糖等构成的，必须分解成简单的小分子才能进入动物体的细胞。把摄入的食物经过机械作用粉碎和化学作用分解，最后成为简单的小分子化合物的过程称为消化（digestion）。简单的小分子穿过细胞膜进入细胞内的过程称为吸收（absorption）。先分析单细胞的原生动物的摄食过程（图 7.2）。草履虫口沟中纤毛摆动将食物颗粒送进胞咽，逐步形成食物泡，食物泡随着胞质环流在细胞内移动。细胞向食物泡分泌分解食物的酶，将食物分解为可透过食物泡周围的膜的简单分子，这些分子穿过膜进入细胞质内供细胞新陈代谢之用，不能利用的残渣被排出细胞之外。这样，整个摄食过程，包括摄入、消化、吸收和排出都是在一个细胞内进行的。这种消化食物的过程叫做胞内消化（intracellular digestion），单细胞的原生动物都进行胞内消化。

多细胞的动物逐步形成了消化腔或消化管，食物的消化过程是在细胞外的消化腔或消化管中进行的，称为胞外消化（extracellular digestion）。例如，腔肠动物（水螅）在体内形成一个消化腔。食物被触手送进腔内，腔壁上的腺细胞向腔内分泌消化酶，分解食物。被消化了的食物成分穿过细胞膜进入腔壁上的细胞，未被吸收的残渣从开口处排出消化腔。腔肠动物的细胞外消化并不完全，腔壁上的一些细胞还能伸出伪足吞入食物碎片进行胞内消化（图 7.3）。

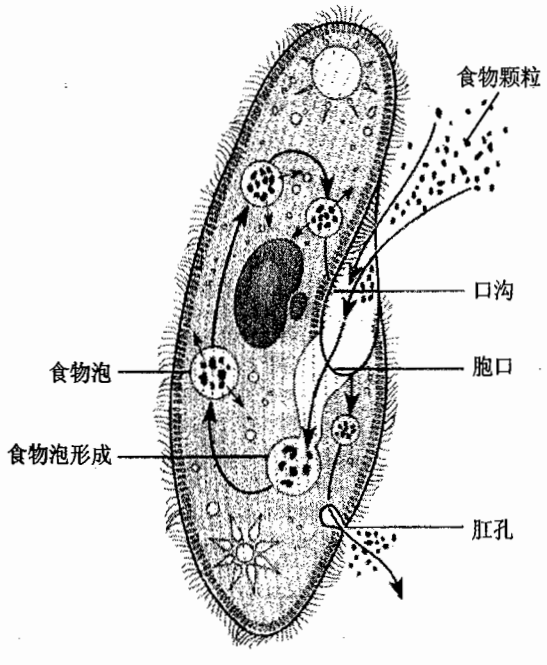


图 7.2 草履虫的胞内消化（仿 Campbell 等，1999）

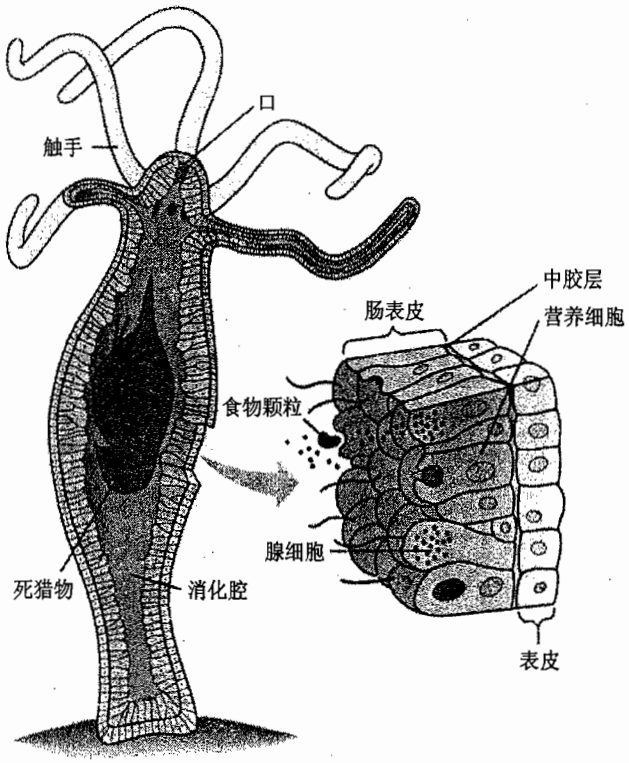


图 7.3 水螅的胞外消化（仿 Campbell 等，1996）

胞外消化的出现对动物有重要的意义。因为依靠胞内消化，动物只能摄取细胞所能吞噬的小颗粒食物，对于大块食物则无能为力。胞外消化的出现突破了这种限制，使动物可以利用的食物大为增加，有利于动物的生存和发展。

7.3 人的消化系统及其功能

7.3.1 消化从口腔开始

人的消化系统包括口腔（oral cavity）、咽（pharynx）、食管（esophagus）、胃（stomach）、小肠（small intestine）、大肠（large intestine）及直肠（rectum）等部分

(图7.4)。消化系统实质上是从口(mouth)到肛门(anus)的一条管道。食物进入消化系统后被管道的运动所推动,在移动中逐步被分割、分解直到成为简单的小分子,穿过细胞膜进入细胞,再被运送到全身。

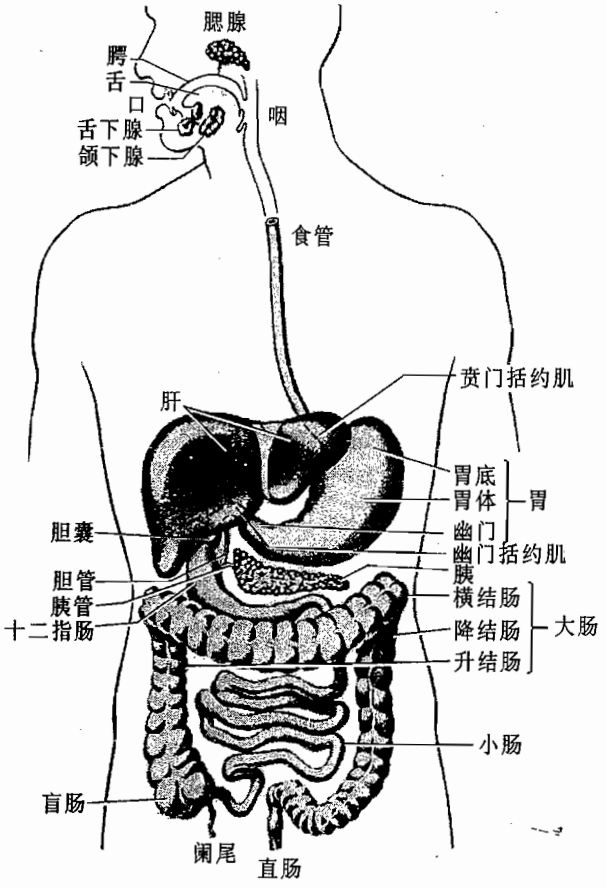


图7.4 人体的消化系统

食物进入口腔后,由于上下颌不停的咀嚼活动将食物嚼碎,3对唾液腺(腮腺、舌下腺、颌下腺)的唾液源源不断地流入口腔,与食物混合形成食糜。最后这团食糜被吞咽下去,经过食管进入胃内。

在口腔内主要是进行机械性的消化,食物被分割、研碎,掺进唾液。唾液中的消化酶(唾液淀粉酶)可以分解淀粉成麦芽糖。但往往由于食物在口腔中停留时间不长便被吞咽下去,唾液淀粉酶在口腔中没有发挥作用。只有较长时间在口腔中咀嚼的情况下,含淀粉的食物才会被分解成麦芽糖,使人感到有些甜味。

食物在口腔中引起的咀嚼和吞咽,实际上不全是随意活动,而是由神经系统控制的反射活动。因为食物进入口腔后进行咀嚼时,这种上下颌的咬合与舌头将食物翻动的运动配合密切,并不需要有意识的指挥。一般情况下也不会出现牙齿咬着舌头的"事故"。这是由神经系统控制的反射活动。

反射(reflex)是动物体通过神经系统的活动对一定的刺激的规律性反应。它是神经系统最基本的活动形式。反射要通过一定的神经结构来进行。这种神经结构称为反射弧。它包括感受器、传入途径、神经中枢、传出途径和效应器5个环节。

7.3.2 食物通道与呼吸通道在咽部交叉

吞咽活动也是一种反射。将食物吞入食管是一种很复杂的活动。因为人的咽部相当于一个十字路口,上部有两条对外的通道:一条是经过口腔的通道,另一条是通过鼻腔的通道;而对下也有两条通道:一条通向气管和肺,另一条则通向食管和胃。吞咽时必须封闭通向鼻腔和气管的通道,将口腔中的食团挤入食管(图7.5)。这也是一种复杂的反射活动。因为吞咽活动需要一系列的肌肉有秩序地相继收缩才能完成。如果在吞咽时还在说话,声门打开通气,就有可能将食物挤入气管或鼻腔。也许有人会说吞咽是一种随意活动,因为我想吞东西的时候就可以吞咽下去。实际上吞咽的发动是随意的,但是当舌头将食物送到咽部以后,食物在咽部刺激有关的感受器引发一连串的反射活动,直至将食团推入食管,这便不是随意活动了。

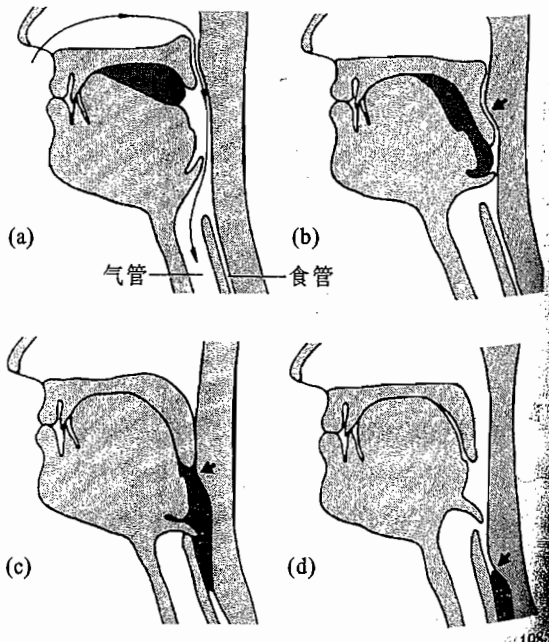


图7.5 吞咽时食物经过咽和食管上段的图解(仿 Thews,1983)

7.3.3 食管蠕动将食物挤入胃

口腔中的食团经过吞咽活动被挤进食管，便会引起食管的一种有特点的运动，即蠕动(peristalsis)。蠕动是食管出现的一种收缩波，沿食管从口腔向胃(图6.8)的方向移动。这种收缩波将食管中的食团向胃的方向推移(图7.6)。蠕动这种形式的运动不只在食管上出现，胃、小肠、大肠都有这种形式的运动，不但消化管道存在这种形式的运动，还有一些肌肉组成的中空管道也有这种形式的运动，如子宫。从口腔中吞咽的食团只需8~9 s就可经过食管到达胃内。

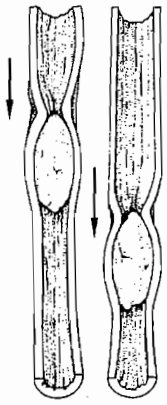


图7.6 食管的蠕动(仿 Eckert,1983)

7.3.4 胃贮存食物并消化一部分食物

在口腔中经过咀嚼，混有唾液的食团经过很短的时间就被送入胃中。刚进入胃腔的食团基本上是一层一层地堆叠在胃中，没有与胃液混合。因此，在口腔中来不及发挥作用的唾液淀粉酶便在胃中继续发挥作用，将淀粉分解成双糖(麦芽糖)。直到胃液与食团混合成为食糜后，唾液淀粉酶因pH偏低而失活(它只在中性和微碱性的环境中发挥促进淀粉分解的作用)。大约有70%的淀粉是在胃中被唾液淀粉酶所分解的。

食物进入胃中，使胃腔由空胃时的50~60 mL的容积扩张到几千毫升的容积。胃的扩张刺激了胃体中的感受器，促使胃的蠕动增强。胃的蠕动波从胃体向下推移，越来越强，到幽门部形成最强的收缩(图7.7)。

食物的刺激还促进黏膜中的腺体分泌胃液进入胃腔。胃腺中的壁细胞向胃腔中分泌HCl，而另一种分泌细胞即主细胞，则向胃腔中分泌胃蛋白酶原。胃蛋白酶原经胃液中的HCl的激活变成胃蛋白酶，便可将蛋白质分解成多肽。

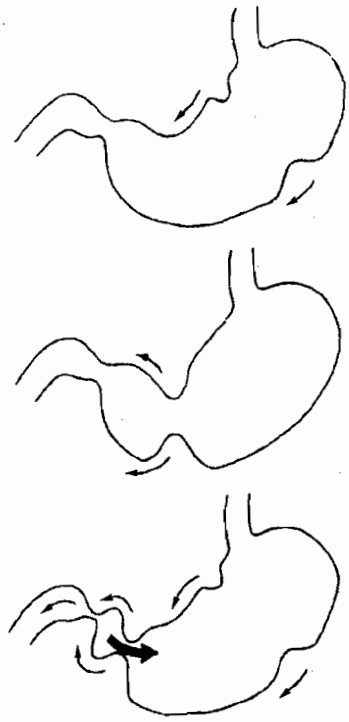


图7.7 胃的蠕动(仿 Luciano,1978)

由于胃的蠕动波向幽门推进时幽门同时缩小，所以每一个蠕动波只能将几毫升的食糜挤过幽门进入十二指肠，大部分的食糜仍被挤回胃窦。这样每次胃的蠕动只能将几毫升的食糜挤入十二指肠，使食糜能在小肠中被充分消化。食物在胃内停留的时间为3~4 h。如果没有胃的存储食物并控制食糜进入小肠的速率，那么大量食物将快速通过小肠，不能被小肠充分消化和吸收，就会产生营养不良的后果。全胃切除和大部分胃切除的人往往变得消瘦，就是失去了胃调节食糜进入十二指肠速率的功能所引起的后果。

胃还有另一个重要作用，即分泌内因子。内因子是胃黏膜壁细胞分泌的。缺少内因子，维生素B_{12}便不能被吸收，而维生素B_{12}对红细胞的形成是必需的。它可在肝中大量贮存。因此切除胃的人在短期内不会出现恶性贫血症，但会在手术几年之后出现此病。

哪些物质在胃内被吸收呢?

蛋白质被胃蛋白酶分解的产物多肽和唾液淀粉酶分解淀粉产生的双糖都不能被胃吸收。但胃能吸收酒精。空腹时饮酒，酒精很容易被胃吸收，进入血液循环。因此空腹饮酒容易醉。

7.3.5 消化性溃疡是由幽门螺杆菌引起的

消化性溃疡(peptic ulcer)包括胃溃疡和十二指肠溃疡,是一种常见的慢性消化系统疾病。最易发生的部位为十二指肠前几厘米处,胃窦部沿胃小弯处也常发生,食管下端也时有发生。近一个世纪以来医学界认为它是由胃液的消化作用而引起的黏膜损伤。它的根源是胃液分泌过多,超过了胃分泌的黏液对胃的保护程度以及十二指肠液中和胃酸的能力。

1979 年 6 月,澳大利亚病理学家沃伦(John Robin Warren,1937—)偶然从一位慢性胃炎患者的胃窦黏膜切片中发现了一种螺旋形细菌新种。他认为这种细菌很可能与胃炎有关。1981 年,年轻医生马歇尔(Barry James Marshall,1951—)和沃伦合作研究,他们从 100 位同类患者的胃黏膜切片中发现 58 位有这种新细菌,即现称的幽门螺杆菌。不过当时一般认为胃内环境不适合细菌生长,医学界人士大多不接受沃伦和马歇尔提出的幽门螺杆菌引起溃疡的观点。

近几年来国际医药界对幽门螺杆菌进行了大量的研究,高度评价马歇尔等的重要发现,明确了幽门螺杆菌的感染与消化性溃疡密切相关,从而把治疗溃疡病的战略由制酸转变为根除幽门螺杆菌的感染。2005 年马歇尔与沃伦获诺贝尔医学或生理学奖。

7.3.6 小肠是消化食物与吸收营养素的主要器官

小肠长约 5 ~ 7 m,分为十二指肠、空肠、回肠三部分。十二指肠最短,只有 20 ~ 25 cm,空肠和回肠分别约占全长的 2/5 和 3/5。小肠是很重要的消化、吸收器官。

1. 胰、肝都向小肠分泌消化液

酸性食糜从幽门进入十二指肠就会刺激肠黏膜,引起胰腺(pancreas)分泌大量的胰液。胰液含有碳酸氢盐,进入小肠后中和来自胃液的盐酸,使小肠内的环境变为碱性,便于各种胰消化酶发挥作用。

胰液含有多种消化酶,几种主要的营养素都在胰消化酶的作用下分解(表 7-3)。肝(liver)分泌的胆汁(bile)中的胆盐参与脂肪的水解。

表 7-3 胰消化酶的作用

消化酶	营养素	分解产物
胰淀粉酶	淀粉	麦芽糖、糊精
胰脂肪酶	脂肪	脂肪酸、甘油
胰蛋白酶	蛋白质、多肽	小肽、氨基酸
胰 DNA 酶、胰 RNA 酶	DNA、RNA	核苷酸
胆固醇酶、磷脂酶	胆固醇酯、磷脂	胆固醇、脂肪酸

2. 小肠的多种运动形式有利于食物的消化与吸收

小肠特有一种混合性运动,称为分节运动(segmentation)。分节运动是在同一时间内肠管的多处环行肌收缩,将肠管中的食糜分成许多小段。接着,原来收缩处的环行肌舒张,而原本舒张处的环行肌收缩,又将食糜分成另一些小段。如此反复进行,使食糜与消化液充分混合,与肠壁广泛接触,有利于食物的消化与吸收(图 7.8)。

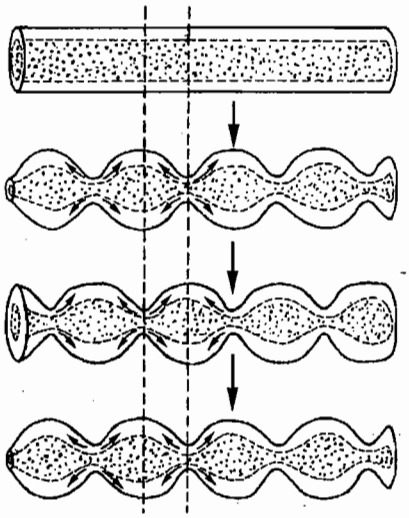


图 7.8 小肠的分节运动(仿 Luciano,1978)

小肠也有蠕动。蠕动波推动食糜经过小肠。蠕动波以 0.5 ~ 2.0 cm/s 的速度向肛门端行进,一般一个蠕动波行进几厘米便消失了。因此,食糜在小肠中移动缓慢,平均每分钟只有 1 cm。食糜从幽门到大肠需要几个小时。小肠的蠕动波不仅将食糜推向大肠,而且使食糜充分与小肠黏膜接触,有利于营养素的消化吸收。此外,还有一种行进速度很快、行进距离较长的蠕动,称为蠕动冲。小肠黏膜在受到微生物和化学物

质的强烈刺激时常会引起蠕动冲。它可以快速地将有刺激性的物质排出小肠。

3. 小肠具有的特殊结构有利于吸收营养素

小肠是消化管中担负着营养素主要吸收任务的器官。适应于它的功能,小肠在结构上也很有特色。小肠结构的特点是通过3种方式增大吸收的表面积:一是小肠黏膜的环行皱褶;二是黏膜形成的指状突起,称为绒毛(villi)(图7.9);三是绒毛上的柱状上皮细胞面向肠腔的一端细胞膜突起,形成很多的微绒毛(microvilli)(图7.10)。这3种结构使小肠的吸收表面积比小肠管的内表面增大600倍。

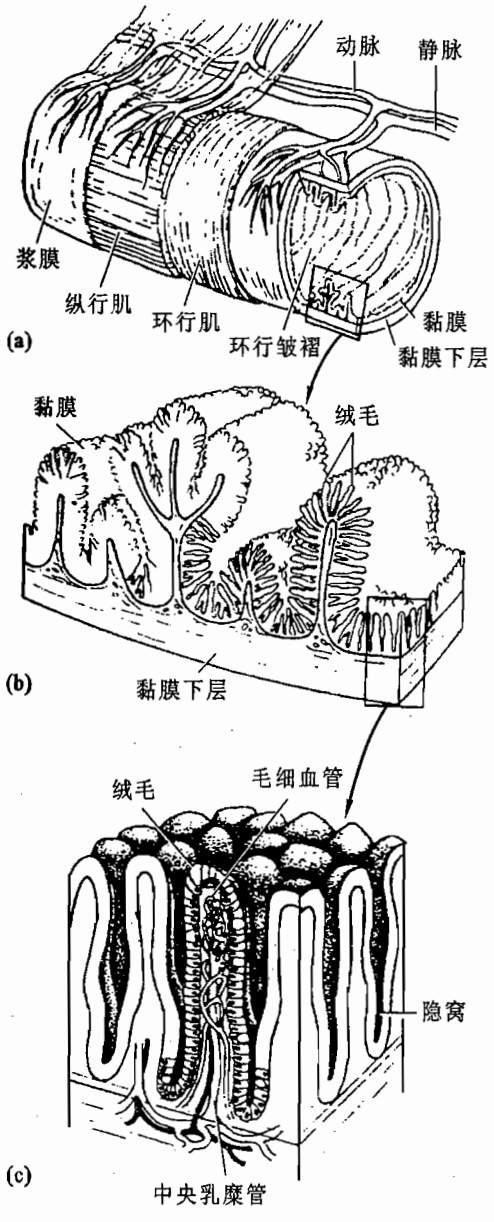


图7.9 小肠的结构(仿 Moog,1981)

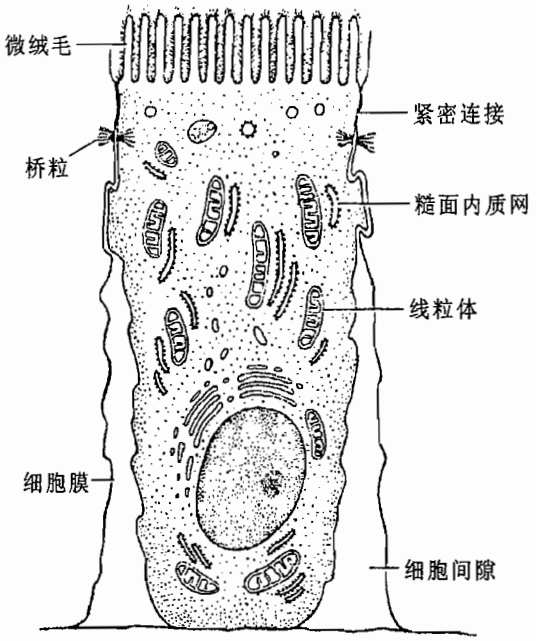


图7.10 小肠柱状上皮细胞的微绒毛(仿 Moog,1981)

4. 各种食物的消化和吸收

食物中的多糖和双糖被胰淀粉酶水解成为单糖,在小肠黏膜上皮细胞的微绒毛上被吸收。单糖分子依靠微绒毛膜上的载体主动转运进入上皮细胞。

食物中的蛋白质基本上是在胃和小肠上段被消化的。胃蛋白酶将蛋白质分解为胨、胨和大分子多肽。在小肠中胰蛋白酶、胰凝乳蛋白酶(糜蛋白酶)、羧肽酶的催化之下,蛋白质进一步分解,产生小分子多肽和少量氨基酸,最后小分子多肽被小肠上皮细胞分泌的肽酶分解成氨基酸。氨基酸也是在小肠中由黏膜上皮细胞微绒毛上的载体主动转运进入上皮细胞的。

食物中的脂肪主要是在小肠经胰脂肪酶的作用而水解的。脂肪消化的第一步是在胆汁中的胆盐作用下降低脂肪的表面张力,再经肠管的分节运动和蠕动将脂肪滴分散成微滴。这样极大地增加了脂肪的总表面积,使胰脂肪酶能够充分发挥分解作用,将脂肪分解为脂肪酸和甘油。脂肪酸和单酰甘油酯易溶于上皮细胞微绒毛的脂质双分子层并扩散到细胞内。因此,脂质消化分解的最终产物是通过扩散穿过细胞膜的。

水的吸收是被动的渗透过程。如果肠腔中的溶液是低渗透压的溶液,则其中的水被迅速吸收。如果肠腔中的溶液是高渗透压溶液,则水分子会由肠壁向肠腔中转移。当肠腔中食糜内的溶质分子被肠壁吸收后,肠内的溶液变为低渗透压的,由于渗透压的差别,

使水向肠壁扩散。因此水在肠管中是伴随着溶质的被吸收而进入人体内的。

7.3.7 大肠吸收水和各种电解质并排出粪便

小肠中的食糜经过消化与吸收后通过回盲瓣进入大肠。回盲瓣的主要功能是防止粪从结肠反流入小肠。如图 7.11 所示,突出于盲肠腔的回盲瓣的构型完全适应这一功能。通常回盲瓣能抵抗 50 ~ 60 cm 水柱的反向(从盲肠到小肠)压力。

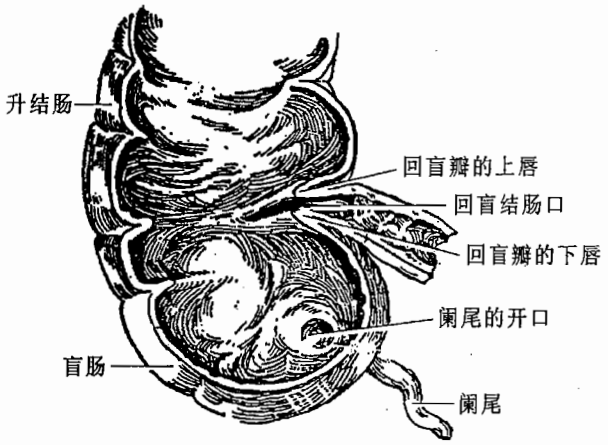


图 7.11 回盲瓣的构型(引自北京师范大学等,1981)

大肠由升结肠、横结肠、降结肠、乙状结肠和直肠构成。结肠有 2 项功能:从食糜中吸收水和各种电解质;贮存粪便物质,直到它们被排出。水和电解质的吸收主要在上半段进行,结肠的下半段的主要功能是贮存。在结肠的上半段生长着大量的细菌,特别是大肠杆菌。这些细菌可产生维生素 K、维生素 B_{12}、维生素 B_1(硫胺素)、维生素 B_2(核黄素)等物质以及气体。其中以维生素 K 特别重要,因为正常食物中它的含量较少,人体需要吸收细菌产生的维生素 K 以维持正常的血液凝固。

每天大约有 500 ~ 1 500 mL 的液态物质从小肠进入大肠。水和电解质被吸收后仅剩 200 mL 的物质从大肠排出。正常排出的粪便中水分约占 3/4,固体物质约占 1/4。固体物质中约 70% 为不能消化的物质以及消化液中的固体成分,如脱落的上皮细胞等;约 30% 是细菌。粪便的气味主要是由细菌的活动产生的,取决于结肠中的细菌种类和所食的食物。

大肠有类似小肠分节运动的混合性运动,不过规模更大些,使大肠中的物质充分与大肠黏膜接触,其中的水分和电解质逐渐被吸收。

大肠还有一种集团运动(mass movement)。通常在横结肠和降结肠发生一段长约 20 cm 的收缩。在这一范围内将粪便压缩成团块并推向下部的结肠。当集团运动把一团粪便推入直肠时,便会产生要排便的感觉。

排便也是一种反射活动。当直肠受到刺激时可引发强烈的蠕动波,促使降结肠、乙状结肠和直肠收缩,肛门外括约肌舒张,将粪便排出。

7.4 脊椎动物消化系统的结构与功能对食物的适应

脊椎动物消化系统的基本结构是相似的。但由于动物的食物不同,它们的消化系统也有很多变异。一般地说,消化系统的结构与功能都适应于动物的食物。例如,食草动物的消化管的长度与身体体积的比例就大于食肉动物的比例。由于植物性食物含有纤维素构成的细胞壁比肉类食物更难消化,食草动物的消化管更长一些,可以提供更长的消化吸收的时间和更大的吸收营养的面积。即使在同一种动物,在它的食性改变后消化管的长度也会相应地改变。青蛙就是一个例证。青蛙在蝌蚪时期主要是食草的,而成年的青蛙则是杂食性的。蝌蚪消化管的长度与身体体积的比例大于青蛙消化管长度与身体体积的比例。这是由于当蝌蚪向成体转变时,身体其他部分比消化管生长更快,使成体青蛙的消化管的长度与整个身体之比相对变小。

哺乳动物不能消化纤维素,但许多食草哺乳动物(如马和象)在盲肠和大肠中寄居着消化纤维素的细

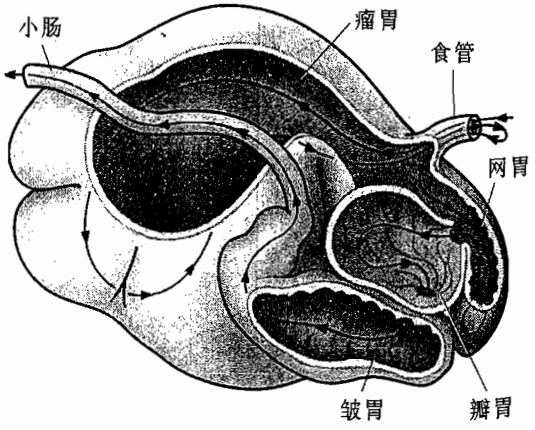


图 7.12 反刍动物的胃(仿 Raven,1999)

菌和原生动物，这些微生物能将纤维素转化为单糖等营养素，一部分被大肠和盲肠所吸收，大部分则在粪便中流失。

哺乳动物中的一部分食草动物在进化过程中出现了“反刍”功能。这些动物属偶蹄目反刍亚目，包括长颈鹿、鹿、骆驼、牛、绵羊和山羊等。多数反刍哺乳动物（ruminant mammals）有4个胃，即瘤胃、网胃、瓣胃和皱胃（图7.12）。前3个胃不分泌胃液，只有皱胃分泌胃液。反刍动物进食快，短时间内采食大量草茎，吞入瘤胃。休息时再将这些未经充分咀嚼的食物经食管送回口腔，仔细咀嚼后再吞入胃内。瘤胃内寄居着大量的细菌和原生生物。这些微生物可以分解纤维素为单糖。这些经过微生物分解的食糜逐步进入瓣胃和皱胃，由反刍动物自身的消化液进行消化。这样反刍动物可以比非反刍动物（如象、马）从草料中获得更多的营养素和能量。

思考题

1. 米饭中含有哪些营养素？
2. 馒头中含有哪些营养素？
3. 蔬菜中含有蛋白质吗？
4. 什么是“三高”膳食，有什么危害？
5. 为了身体健康，在膳食方面应该遵守哪些原则？
6. 什么实验可以证明人从口腔吞咽进食管的食团是由于食管的蠕动向胃推移的，而不是地心吸引力拉动的结果呢？
7. 为什么胃液不消化胃壁自身呢？
8. 胃在消化过程中起哪些作用？
9. 哪些营养素可以在胃内吸收？
10. 试述小肠在消化过程中的重要作用。

8 血液与循环

8.1 人和动物体内含有大量的水
8.2 血液的结构与功能
8.3 哺乳动物的心脏血管系统

哈维(William Harvey,1578—1657)
英国医生,于1628年发现血液循环,成为实验生物学的开创者

血液循环(circulation)是指血液在全身心血管系统内周而复始地循环流动。血液只有在全身循环流动才能发挥它的运载物质并把全身各部分紧密地联系在一起的作用和保卫机体的作用。因此,血液循环是机体最重要的功能之一,血液循环的停止就是死亡的先兆。心血管系统的疾病是危害人类健康最大的疾病之一。

8.1 人和动物体内含有大量的水

各种动物体内都含有大量的水。读过《红楼梦》的人都知道贾宝玉有一句名言:"女人是水做的。"其实,从生理学看来,男人也是水做的,而且男人体内的水比女人的还要多一些。成年男人体内含水量为体重的60%左右,成年女人体内含水量为体重的50%左右。人体内含水最多的时期是出生时,出生一天的新生儿含水量为体重的79%。其他各种动物体内的含水量也很高。水对人和动物体至关重要,没有水就没有生命。因为生命活动的许多反应都是在水溶液中进行的。

人体内的水大多是包含在食物和饮料中通过进食、饮水进入身体的,也有一小部分水是食物在体内氧化产生的。成年人每天平均摄取2 000~3 000 mL的水。体内的水主要通过尿排出,但出汗与呼气也是排出的途径。在正常情况下,人体水的摄入量与排出量是相等的。

体内以水作为基础的液体称为体液(body fluid)。体液内含有各种对身体不可缺少的离子和化合物以及代谢产物。体液按所在的位置分为细胞内液(intracellular fluid)和细胞外液(extracellular fluid)。

细胞内液是指细胞内的体液,约占体重的40%(男)和30%(女)。细胞外液包括存在于组织间隙中的组织液(interstitial fluid)和存在于血管、淋巴管等管内的管内液即血浆(plasma)和淋巴(lymph)等。组织液约占体重的16%,管内液约占体重的4%(图8.1)。

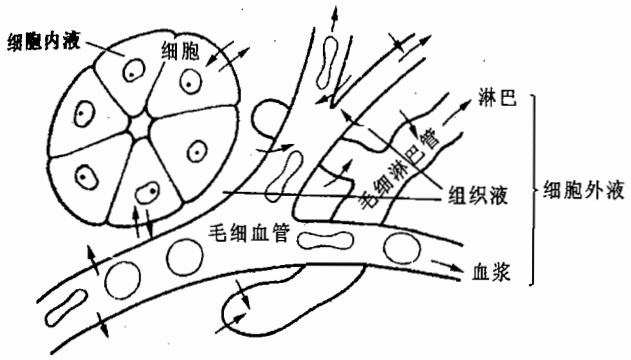


图8.1 体液的分布(仿Bell,1980)

单细胞的原生动物(如变形虫)和简单的多细胞动物(如水螅)的细胞能直接与外部环境接触,所需的食物和氧直接取自外部环境,代谢产生的废物也直接排到外部环境中去。但复杂得多的多细胞动物的绝大多数细胞并不能直接与外部环境接触,它们周围的环境就是细胞外液,首先是组织液。组织液充满了细胞与细胞之间的间隙,又称细胞间液。细胞通过细胞膜直接与组织液进行物质交换;而另一方面组织液又通过毛细血管壁与血浆进行物质交换。血浆在全身血管中不断流动,再通过胃、肠、肾、肺和皮肤等器官与外界进行物质交换。

8.2 血液的结构与功能

8.2.1 血液是由血细胞悬浮在血浆中构成的

血液是由血浆混悬着血细胞构成的,它起着多方面的重要作用。

人和高等动物的血液存在于心血管系统中,被心脏的搏动所推动,不断地在体内血管系统中循环流动,以细胞间隙中的组织液为中介与细胞进行物质交换。在显微镜下可以看到均匀的血液中有许多细胞(红细胞、白细胞等)。通过离心分离,细胞较重沉到下部,血液分成血浆和有形成分(细胞成分)两部分。

1. 血浆

人的血浆是淡黄色的液体,约占血液体积的53%(男)或58%(女),其中水分约占92%,还有溶于水的晶体物质、胶体物质等。血浆中的晶体物质主要是盐类,包括氯化钠、氯化钾、碳酸氢钠、碳酸氢钾、磷酸氢二钠及磷酸二氢钠等。在体温为37℃时,人的血浆渗透压为770 kPa,即7.6个大气压或5 776 mmHg(1 mmHg=133.322 Pa,1 mmH_2O=9.806 65 Pa,1大气压=101 325 Pa)。血浆渗透压的绝大部分来自溶解于其中的晶体物质,特别是电解质。由血浆中晶体物质形成的渗透压称为晶体渗透压。晶体物质比较容易通过毛细血管壁,因此血浆和组织液之间的晶体渗透压保持动态平衡。

血浆中的胶体物质是血浆蛋白,含量为6%~8%。每100 mL血液中约含血浆蛋白4g。这些血浆蛋白形成的渗透压很小,只占血浆渗透压的很小一部分,约3.3 kPa(25 mmHg),称为胶体渗透压。胶体渗透压虽然很小,但由于血浆蛋白不能通过毛细血管壁,因此对于血管内外的水平衡有重要的作用。如果血浆蛋白量低于正常值,血管内的渗透压低于血管外的渗透压,水分便会向血管外转移,组织间隙充水,形成水肿。长期营养不良,蛋白质摄入量不足,便会出现水肿。

血浆蛋白中主要有3种蛋白质:① 清蛋白,相对分子质量约为67 000,血浆中约含4%左右。清蛋白在3种蛋白质中相对分子质量较小,但分子数目多,而且含量大,80%的血浆胶体质渗透压是由它产生的。② 球蛋白,相对分子质量约为50 000~3 000 000,血浆中约含2%左右,又分α_1球蛋白、β球蛋白与γ球蛋白。球蛋白与某些物质的运输及机体的免疫功能有关。③ 纤维蛋白原,相对分子质量约为340 000,血浆中仅含0.2%~0.4%。纤维蛋白原主要在血液凝固中起作用。

此外,血浆中还有一些其他物质,如葡萄糖、氨基酸、少量的脂肪、酶、激素以及尿素、尿酸等。在空腹时,每100 mL人的全血中葡萄糖的含量为100 mg。

2. 血液的细胞成分

血液通过离心分离可以分成血浆和有形成分两部分。有形成分又可分为上层的白细胞(white blood cell,leukocyte)和血小板(platelet),以及下层的红细胞

(red blood cell, erythrocyte)。成年男子的红细胞约占40% ~ 50%,成年女子的红细胞约占35% ~ 45%(图8.2)。

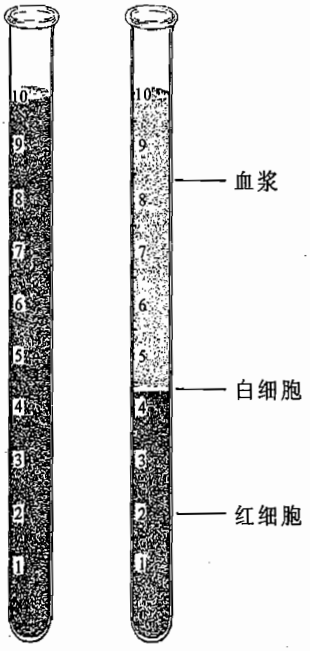


图8.2 红细胞所占容积(仿 Junqueira,1980)

低等脊椎动物的红细胞是有细胞核的,但人和哺乳动物的红细胞在成熟的过程中失去了细胞核、高尔基体、中心粒、内质网和大部分线粒体。人的红细胞像一个双凹形的圆饼,周边厚而中间薄,平均直径约为7 μm,周边厚约2 μm,中间厚约1μm(图8.3)。红细胞的特点是含有血红蛋白(hemoglobin, Hb),占细胞全重的1/3。血红蛋白中含有铁,可与氧结合。红细胞中另一种重要物质是碳酸酐酶,它有助于二氧化碳的运输。红细胞的主要功能是运输氧和二氧化碳。它的形状和大小有利于氧和二氧化碳迅速穿越细胞。

我国成年男子的红细胞数为每升的血液含$(4.0 \sim 5.5) \times 10^{12}$个;成年女子每升血液中的红细胞数为$(3.5 \sim 5.0) \times 10^{12}$个。婴儿和儿童的红细胞数没有性别的差异。新生儿每升为$(5.1 \sim 6.6) \times 10^{12}$个。

人体的白细胞可以根据细胞质内有无颗粒分为颗粒细胞和无颗粒细胞(图8.3)。颗粒细胞中按照颗粒对染料的反应,又可分为中性粒细胞(neutrophil)、嗜酸性粒细胞(eosinophil)和嗜碱性粒细胞(basophil)。无颗粒细胞可分为淋巴细胞(lymphocyte)和单核细胞(monocyte)。白细胞的主要功能是保护机体,抵抗外来微生物的侵袭(见第11章)。我国健康的成年人每

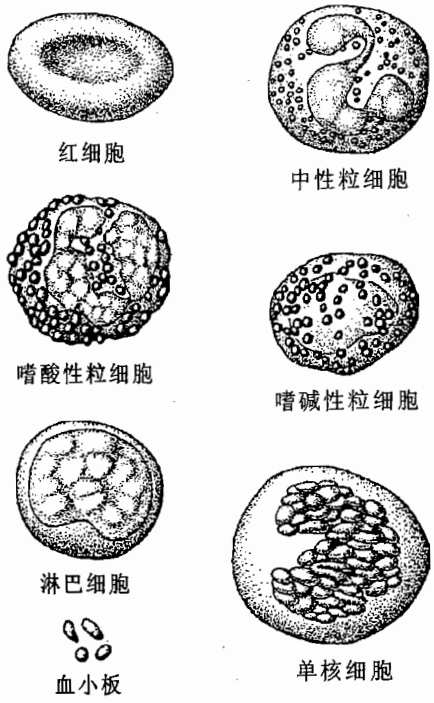


图8.3 血细胞(仿 Sherman,1989)

升血液中含白细胞$(4.0 \sim 10.0) \times 10^9$个。其中,中性粒细胞占50% ~70%,淋巴细胞占20% ~40%,单核细胞占1% ~7%,嗜酸性粒细胞占1% ~4%,嗜碱性粒细胞占0 ~1%。

血小板比红细胞小,直径约3 μm,碟形,内含许多颗粒。血小板起源于骨髓内的巨核细胞。当一个巨核细胞成熟时,它的细胞质分裂成几千个近似圆盘形的血小板。因此血小板没有细胞核,实际上不是完整的细胞,而是巨核细胞细胞质的碎片。但它具有独立进行代谢活动的必要结构,所以它有活细胞的特性。成年人血液中血小板的数量每升为$(100 \sim 300) \times 10^9$个。血小板主要在凝血中发生作用。

8.2.2 血液有运载物质和联系机体各部分的作用

由于心脏的搏动,血液在心血管系统中循环运行,使血液中包含的各种物质也随之流动,分布到全身各不同的器官中有的被吸收,有的被排除。血液运送的各种物质可分为两大类:第一类是从体外吸收到体内的物质,其中有由消化管所吸收的营养素,包括葡萄糖、氨基酸、脂肪、水、无机盐和维生素,以及由肺所吸收的氧。这些物质都是细胞新陈代谢所必需的;通过血液循环运送到全身各部分,分别被各种细胞所吸收

第二类是体内细胞代谢的产物，又可分为两类：一类是代谢所产生的废物，如二氧化碳、尿素等，由血液运送到呼吸器官及排泄器官排出体外；另一类是激素，是某些细胞或组织所产生的具有特殊生理作用的物质，由血液运送到它们所作用的组织或器官，使之发生一定的反应。因此，血液在人体中有运载物质和联系机体各部分功能的作用。血液与体内各种组织的代谢和功能都有密切的关系。

8.2.3 一次献血 200 ~300 mL不会影响身体的健康

人体的血量是很稳定的，约占体重的 7% ~8%，一个 60 kg 体重的男子的血量约为 4 200 ~4 800 mL。如果失血 10%，即 400 ~500 mL，首先引起心脏活动加快加强，血管普遍收缩，肝、肺、腹腔静脉和皮下静脉丛中的大量血液加速回流，因此对循环中的血量没有明显的影响。在失血后 1 ~2 h 内，血浆中的水分和电解质由组织液渗入血管中来补充，血量得以恢复。经过一天左右，血浆中的蛋白质可以恢复，这是肝在失血后加速合成蛋白质的结果。而血液中的红细胞约需一个月左右才能恢复。实际调查发现，一个 50 ~60 kg体重的成人，一次抽血 200 ~300 mL，血液中的红细胞在一个月内可以完全恢复，甚至还可超过抽血前的水平。这是由于失血造成缺氧，引起肾产生的促红细胞生成素(erythropoietin)增多，加速红细胞生成的缘故。由于人体能及时补充所损失的血液，所以健康的成年人一次献血 200 ~300 mL 不会影响身体的健康。至于大失血，失血量超过全血量 20% 以上，已不能由机体内部的调节和代偿功能来维持正常的血压水平，将会出现一系列的临床症状，必须采取治疗措施，包括输血等。

8.2.4 血管破损时血液凝固可以堵塞漏洞

当组织受到损伤，血液从血管流出后几分钟就由液体变成凝胶状体，这便是血液凝固(blood coagulation)。这种由血液凝成的血块，大约在 30 min 后开始回缩，18 ~24 h 完成回缩。回缩时从血块中挤出的液体称为血清(serum)。血清和血浆的区别是血清中除去了纤维蛋白原和少量的参与凝血的血浆蛋白，增加了血小板释放的物质。

血液的凝固是一个复杂的过程，许多因素与凝血有关。凝血过程可概括如下：

凝血酶原⟶凝血酶

↓

纤维蛋白原 $\xrightarrow{Ca^{2+}}$ 纤维蛋白⟶血凝块

纤维蛋白原是一种可溶性的杆状蛋白质，相对分子质量约 340 000，由肝产生，经常存在于血浆中。在凝血酶的作用下，纤维蛋白原被切掉两端的带负电的小分子多肽，成为纤维蛋白单体。许多纤维蛋白单体连接成纤维蛋白，纤维蛋白形成网状，使血液从液体变成凝胶(图 8.4)。由于纤维蛋白原经常存在于血液中，在正常情况下，血液中不能含有凝血酶。血液中原来只含有由肝所产生的凝血酶原。凝血酶原在凝血酶原激活物的作用下变成凝血酶。凝血酶原激活物又是怎样形成的？凝血酶原激活物是由原来没有活性的凝血酶原激活物被另一种因素所激活的。如此上推，有一连串的这种反应。现在至少已发现 12 种重要的凝血因子参与凝血过程，这些因子按照发现的先后用罗马数字命名。那么是什么原因诱发这一连串的连锁反应中的第一个反应呢？这是由于有关的凝血因子与损伤的血管内皮接触，很可能是与损伤的内皮下的胶原纤维接触，就被激活成有活性的凝血因子，引起了凝血的连锁反应。

图 8.4 纤维蛋白网中的红细胞(仿 Singer,1978)

促使血液凝固的各种凝血因子都存在于血液之中，且含量很高，血液具有很大的凝血潜力。然而血液却只在组织破损或血管内皮损伤的局限部位凝固，在血管中一般是不凝固的。这是由于在血浆中还存在着

多种对抗凝血的抑制因素在发挥作用,使这种巨大的凝血潜力受到有效的控制。

8.2.5 输血时必须血型相符

血液有重要的生理作用,失血后能不能向心血管系统输送他人的血液以补充失去的血液呢?试验表明,将某个动物的血液输送给同种的另一动物有时没有危险,但有时会造成受血动物的死亡。后来发现,动物的血清有时能使同种的其他动物的红细胞凝集并溶血,这就是造成受血动物死亡的原因。

在正常情况下红细胞是均匀分布在血液中的。当加入同种其他个体的血清时,有时可使均匀悬浮在血液中的红细胞聚集成团,这便是凝集(agglutination)(图8.5)。这种红细胞的凝集也是一种免疫反应。1901年兰德施泰纳(Karl Landsteiner,1868—1943)根据人体红细胞与他人的血清混合后有的发生凝集,而有的不发生凝集的现象,发现人类血液中存在着不同的血型(blood group)。这一发现使输血成为安全的医疗措施而被广泛应用。

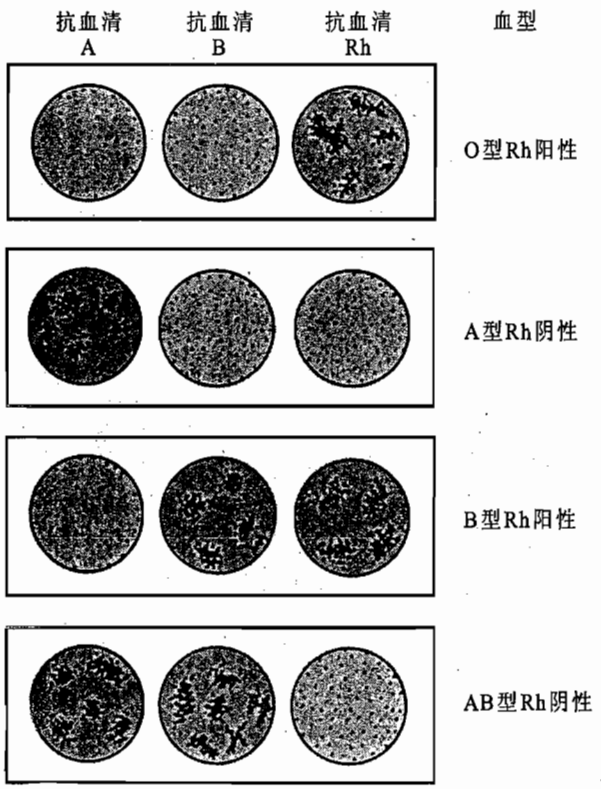


图8.5 检查血型的方法 将受检者血液分别滴入抗A血清、抗B血清和抗Rh血清中,观察是否出现凝聚现象,可以区分出不同的血型(仿Mader,1995)

在人类的红细胞上有凝集原(agglutinogens)(抗原),这是由镶嵌在红细胞膜上的糖蛋白和糖脂形成的。在血清中有凝集素(agglutinin)(抗体)。兰德施泰纳按照红细胞和血清中凝集原与凝集素的不同,将血液分为4种主要类型(表8-1)。

表8-1 血型

血型	红细胞凝集原	血清凝集素
O型	无	抗A、抗B
A型	A	抗B
B型	B	抗A
AB型	AB	无

同血型的人之间由于血液中的凝集原与凝集素相同,可以互相输血。O型血中没有凝集原,可以给其他3种血型的人输血。AB型血液中没有凝集素,可以接受其他3种血型血的输血。由于O、A、B 3种血型的血清中含有凝集素(抗体)以对抗本身红细胞所没有的凝集原(抗原),如果将O型以外的非本血型的血输入,就会使输入血液中的红细胞凝集,产生严重的反应。因此,在输血前必须检查供血者和受血者的血型,了解供血者的红细胞能否被受血者的血清所凝集。检查血型的方法是将受检者的血液分别滴入抗A和抗B的鉴定血清中,混合后在显微镜下观察是否出现凝集现象(图8.5)。不同血型的凝集情况如表8-2所示。

表8-2 凝集反应

是否凝集		受检者的血型
抗A血清	抗B血清	
−	+	B
+	−	A
−	−	O
+	+	AB

8.2.6 Rh因子是输血和妊娠中的重要因素

兰德施泰纳发现的4种血型,称为ABO血型系统(ABO blood group),它消除了输血中主要的危险。但后来发现,在正常的红细胞上还有其他的抗原。反复注射猕猴(rhessus)的红细胞到豚鼠体内会产生抗体,这种抗体称为抗Rh凝集素,可以使猕猴的红细胞凝

集,还能使大部分人类的红细胞凝集,因此把猕猴和大部分人类红细胞中的这类抗原称为 Rh 因子。在白人中,85% 的人红细胞上存在 Rh 因子,与抗 Rh 血清混合则发生凝集反应,这些人是 Rh 阳性(Rh^+)。15% 的人的红细胞与抗 Rh 血清混合不发生凝集反应,这些人是 Rh 阴性(Rh^-)。我国汉族和大部分少数民族中 99% 的人红细胞上含有 Rh 因子,是 Rh 阳性,只有 1% 的人是 Rh 阴性。但有些少数民族中,Rh 阴性的人较多,如苗族为 12.3%,布依族为 8.7%,塔塔尔族为 15.8%,乌孜别克族为 8.7%。因此,根据 Rh 因子的有无可以区分 Rh 阳性和 Rh 阴性两种血型,这种血型系统称为 Rh 血型系统(Rh blood group)。

大多数人的红细胞上含有 Rh 因子,是 Rh 阳性,血清中没有抗 Rh 凝集素。但是 Rh 阴性者如果通过输血输入 Rh 因子,血清中就会产生抗 Rh 凝集素。如果这个人再一次输入 Rh 阳性者的血液时,就会发生凝集反应,造成危害。所以在临床上给患者重复输血,即使是同一供血者也应重作交叉配血试验,以免由于 Rh 血型不配合发生意外事故。如果 Rh 阴性的妇女与 Rh 阳性的男子结婚,由于 Rh 因子是显性遗传,胎儿将是 Rh 阳性。Rh 阳性胎儿的红细胞上的 Rh 因子如果由于某些原因进入母体血液,会使母体产生抗 Rh 凝集素。抗 Rh 凝集素又经过胎盘进入胎儿循环,使胎儿的红细胞凝集、破坏,这可以导致胎儿严重贫血,甚至死亡。这种严重的胎儿贫血症往往发生在第二胎,因为在第一胎分娩时胎盘从子宫分离,引起流血,一部分胎儿的血液进入母体循环,使母体产生抗 Rh 凝集素再作用于第二胎产生严重的后果。这位妇女由于血液中已具有抗 Rh 凝集素,如果再输入 Rh 阳性者的血液也会使红细胞凝集,发生严重的反应。

现在已经知道在人的红细胞内还存在着几十种抗原,每种抗原都能引起抗原-抗体反应。不过除了 OAB 抗原系统和 Rh 系统以外,其他的因子很少引起输血反应,但具有理论上和法医学上的意义。

8.3 哺乳动物的心脏血管系统

8.3.1 血液在人的心脏血管系统中循环流动

在脊椎动物,血液循环是在封闭的心血管系统中进行的。这个系统包括一套输血的管道(血管)和一个推动血液流动的泵(心脏)。人和哺乳动物有两个循环(体循环和肺循环),都是起源于心脏,又回到心脏。人和哺乳动物的心脏是一个中空的肌肉器官,被纵中隔和横中隔分为四部分。纵中隔将心脏分为左心、右心,而横中隔又将这两部分分为心房和心室(图 8.6)。心脏有节奏地收缩把血液挤出去,血液从右心室流出经过肺回到左心房,这是肺循环(pulmonary circulation,又称小循环)。血液由左心房进入左心室,再由左心室流出,经过各种器官组织回到右心房,这是体循环(systemic circulation,又称大循环)。血液从右心房进入右心室再流出,又开始了另一次的循环。在这两个循环中,从心脏输送血液出去的管道称为动脉,从肺或其他组织输送血液回心脏的管道称为静脉。在体循环中,从心脏发出的大动脉称为主动脉,从主动脉再分出动脉到各器官和组织。动脉再分出微动脉(arteriole)。动脉管壁(包括微动脉的管壁)都是由内皮细胞、肌肉层和结缔组织层所组成的,因此,血液中运送的各种物质不能透过动脉壁与组织交换。微动脉再分成大量的很细很薄的管道,称为毛细血管。毛细血管只由单层内皮细胞组成,厚度不超过 5 μm,血液和组织之间的物质交换都是通过毛细血管进行的。毛细血管汇合成微静脉(venule),进一步再汇合成静脉。从不同的器官和组织来的静脉汇合成两条大静脉,来

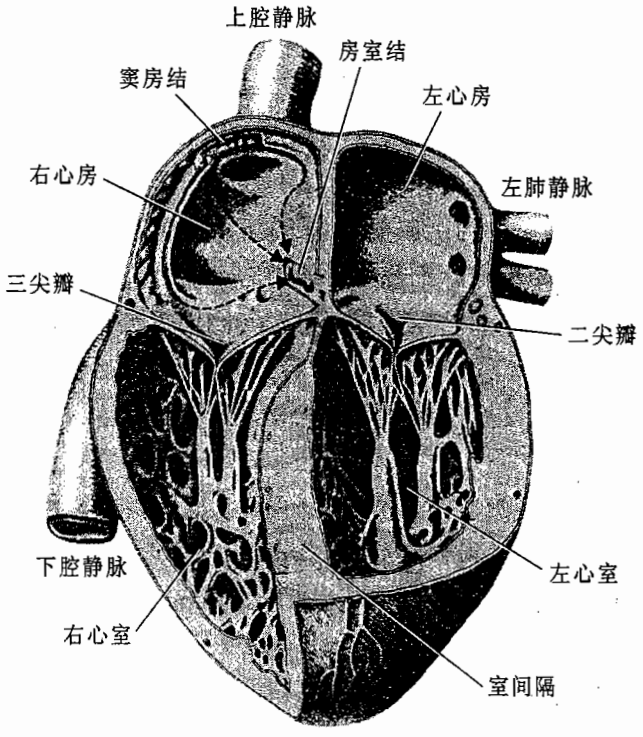


图 8.6 人的心脏切去前壁以显示内部结构

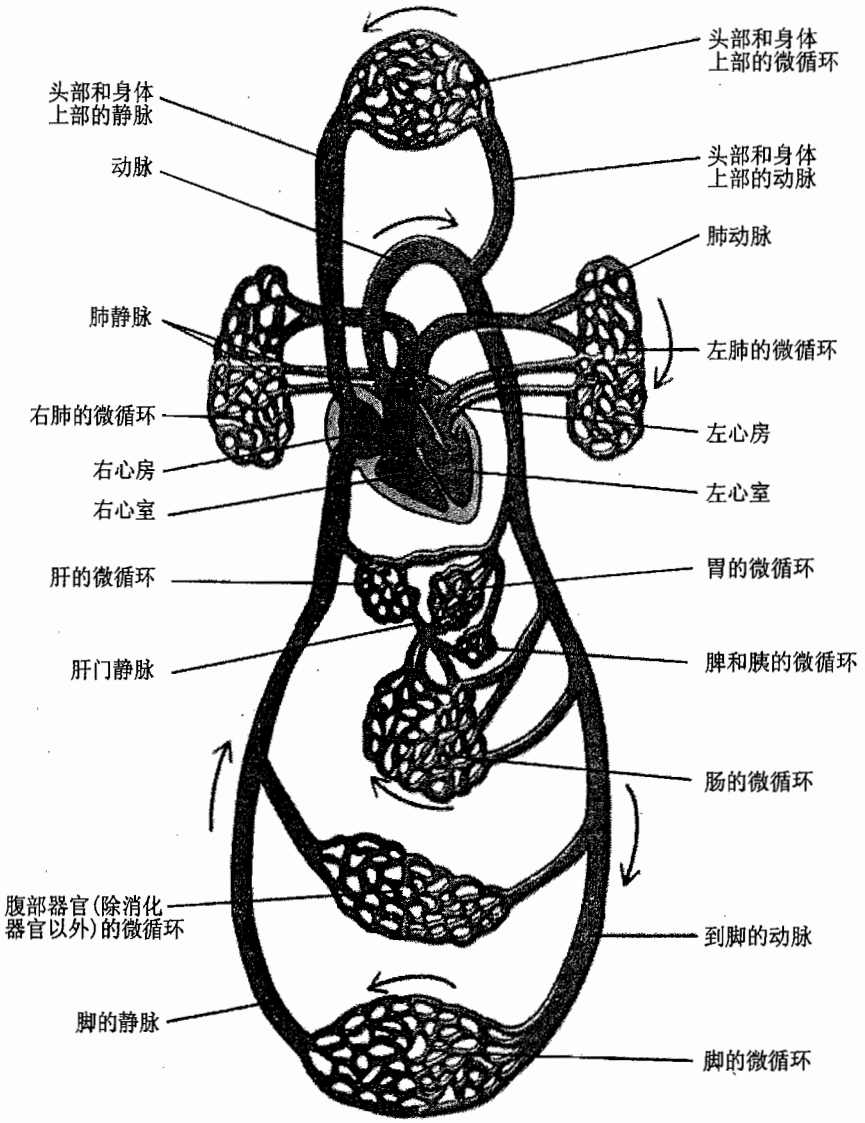


图 8.7 人体血液循环图解(仿 Mason,1987)

自上半身的称为上腔静脉,来自下半身的称为下腔静脉。上、下腔静脉汇合后再通到右心房。肺循环也是如此,血液从右心室出发,经过肺动脉,再流经两侧肺中的微动脉、毛细血管,再汇合到肺静脉,最后通到左心房(图 8.7)。左心室和右心室在一定时间内泵出的血量相等。

为什么血液在血管系统中只向一个方向流动,而不倒流呢?这是因为心血管系统中有一套瓣膜,对于保证血液不倒流起着重要的作用。在右心房与右心室之间有右房室瓣(三尖瓣),在左心房与左心室之间有左房室瓣(二尖瓣),统称房室瓣。在右心室与肺动脉之间有肺动脉瓣,在左心室与主动脉之间有主动脉瓣,统称半月瓣。这些瓣膜随着心室的收缩或舒张而启开或关闭,阻止血液倒流(图 8.8)。有些患者的心脏瓣膜闭锁不全,会有部分血液倒流。外周静脉中也有瓣膜,也可阻止血液倒流。

8.3.2 血液循环的动力来自心脏的搏动

血液循环的动力来自心脏的收缩。由心脏收缩产生的压力推动血液流过全身各部分,心脏起着肌肉泵的作用,而心脏和静脉管中的瓣膜则决定血液流动的方向。每次心脏搏动,由收缩到舒张的过程称为心动周期(cardiac cycle)。首先两个心房同时收缩,接着心房舒张;然后两个心室同时收缩,接着心室舒张。心脏每分钟大约收缩 70 次,每次大约 0.85 s。一个心

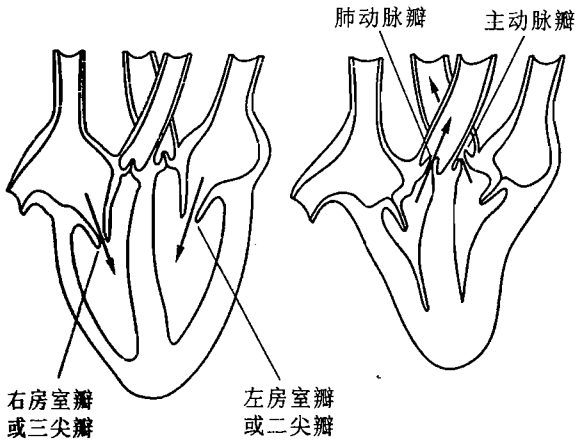


图 8.8 心脏瓣膜的开闭(仿 Luciano,1983)

成年人的心率在每分钟 60 ~ 100 次的范围内变动。

在心动周期中,心脏中的压力和血流都在发生变化。当心房收缩时,心房内压力升高,将血液注入心室。接着心房舒张,心室收缩,心室内压力升高,血液向心房方向回流,推动房室瓣关闭。心室内压力继续升高,直到心室内压力超过主动脉(或肺动脉)的压力,血液冲开主动脉瓣(或肺动脉瓣),射入主动脉(或肺动脉)。接着心室舒张,室内压降低,主动脉瓣(或肺动脉瓣)关闭。当心室内压力低于心房内压力时,房室瓣开放,血液从心房流入心室。如此周而复始,循环不已。

8.3.3 起搏点决定心脏搏动的节奏

人的心脏每分钟大约搏动 70 次,终生不停。每次心脏搏动包括心脏的收缩与舒张。心脏收缩时将心室中的血液喷射到动脉管中去。在人的一生中心脏的活动不能有片刻的停息。如果心脏停止活动就意味着血液不再在血管中流动,全身组织不能得到氧和营养素,代谢废物也不能排出。此时如果不能及时重新启动心脏的搏动,这就意味着死亡的到来。因此,心脏有节奏的不断的搏动是维持我们全身生命活动的必要条件。

心脏能维持长久的有节奏的搏动是由于心脏所具有的结构上与功能上的特性。

心脏由心肌构成。心肌也是横纹肌,它的基本结构与骨骼肌相似。不过骨骼肌的肌纤维呈柱状,细长,多细胞核;而心肌细胞较短,单核,细胞与细胞之间有多种形式的密切联系,心室肌细胞有分支(图 6.6)。

心脏有充足的血液供给。最先从主动脉分支出来的动脉就是供给心脏血液的两条冠状动脉(coronary artery),它们给心脏细胞送来氧和营养素。如果冠状动脉阻塞会给心脏的功能带来严重的影响。

心肌区别于骨骼肌的最明显的特征就是心肌收缩的自动节律性,即心肌细胞能通过自身内在的变化而有节律地兴奋并引起有节律的收缩。心脏的自动性节律起源于心脏的一定部位,这个部位称为起搏点(pacemaker)。

哺乳动物的心肌分化出一类心肌细胞,构成特殊传导系统(图 8.9)。这类细胞大多具有自动产生节律性兴奋的能力,主要功能是产生和传导兴奋。特殊传导系统包括窦房结(sinoatrial node,SA node)、房室结(atrioventricular node,AV node)、房室束和浦肯野纤维。兴奋由右心房壁上的窦房结开始,一方面向四周的心房肌传播,引起心房肌收缩,同时传到房室之间的房室结,引起房室结兴奋。兴奋从心房到心室只能通过房室结、房室束这一传导系统,因为心房与心室之间的结缔组织不能传导兴奋。兴奋在房室结延搁约 0.07 s,使整个心房可完全收缩把全部血液送入心室。然后兴奋通过房室束及其左束支、右束支以及浦肯野纤维迅速传播到两个心室的全部细胞,引起心室收缩。当窦房结由于疾病遭受损伤不能正常起搏时,房室结就起而代之,成为起搏点。房室结最大的节律为每分钟 40 ~ 50 次,虽然比窦房结的节律慢一些,但仍可驱

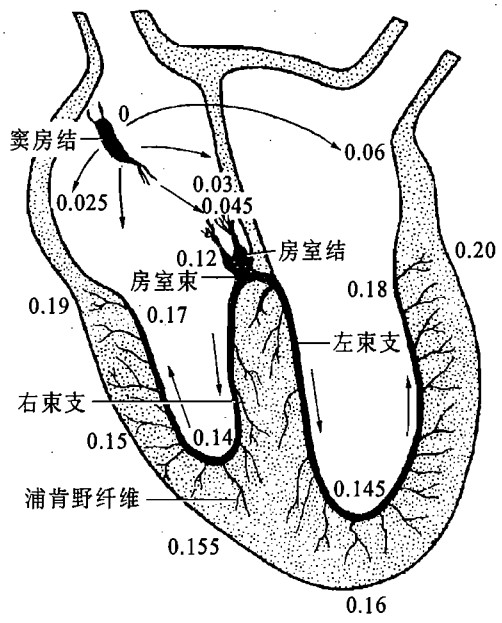


图 8.9 心肌的特殊传导系统
数字表示兴奋开始后的时间(s)

动整个心脏。有位患者在窦房结丧失功能后依靠房室结又生活了20年。如果两个起搏点都受到损害不能工作时,现在仍然可以在体内安装起搏器人工起搏。起搏器发出有节律的电脉冲使心脏产生有节律的搏动。

8.3.4 血管的结构与它们的功能相适应

心脏每次收缩时将心室中的血液射入与它相连接的动脉(图 8.10)。这些动脉有两方面的功能。一是把血液从心脏引导到机体的各部分。动脉的管径较粗,对血流的阻力很小。另一方面的功能是作为有弹性的血库调节血量和血压。在心室收缩期,一定量的血液突然射入主动脉和主要的动脉,如果主动脉和大动脉没有弹性,不能膨胀,则这种突然的输入会使整个动脉系统的血压和血量大为增加。由于这些动脉有一厚层弹性组织,当血液射入时可以扩张,容纳心脏射入的血液,使血压不致过高,血液不致突然涌入较小的动脉。在心舒期,射血停止,主动脉瓣关闭,被扩张的动脉由于弹性而回缩,把在心缩期贮存的位能释放出来,维持血压相对的稳定,推动血液继续流向外周。由于主动脉和其他一些主要动脉的弹性血库的作用,使心脏的间断性射血转变成动脉中持续不断的血流。动脉管壁的弹性随年龄的增长而减小。

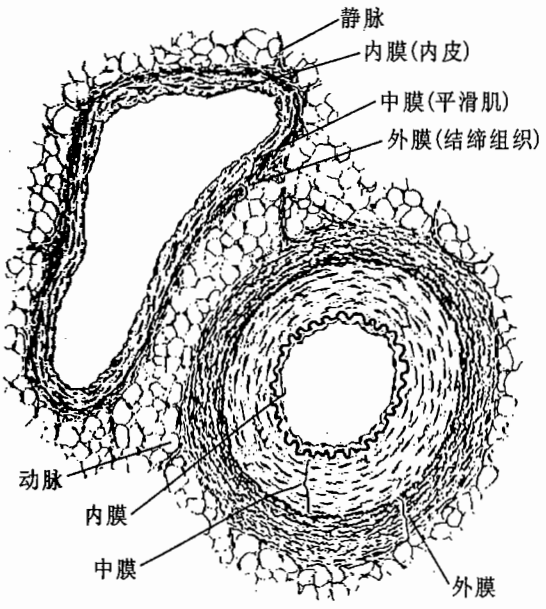


图 8.10 动脉与静脉(仿 Bell,1980)

微动脉位于动脉与毛细血管之间。微动脉的管壁内肌纤维成分相对地比较多,大多是环行平滑肌纤维。环行平滑肌纤维长度的变化可以迅速改变这些血管的口径。它的口径的变化一方面可以调节血液从动脉流出的速度,从而调节动脉内的血量和血压;另一方面又可调节控制进入器官组织的血量,调整血液的分布。在整个血管系统中,在主动脉、动脉等部分压力下降很少,而微静脉与右心房之间的压力下降也很少,大部分压力下降发生在微动脉和毛细血管的两端,由此可以推论这一部分血管的阻力必然很大(图 8.11)。

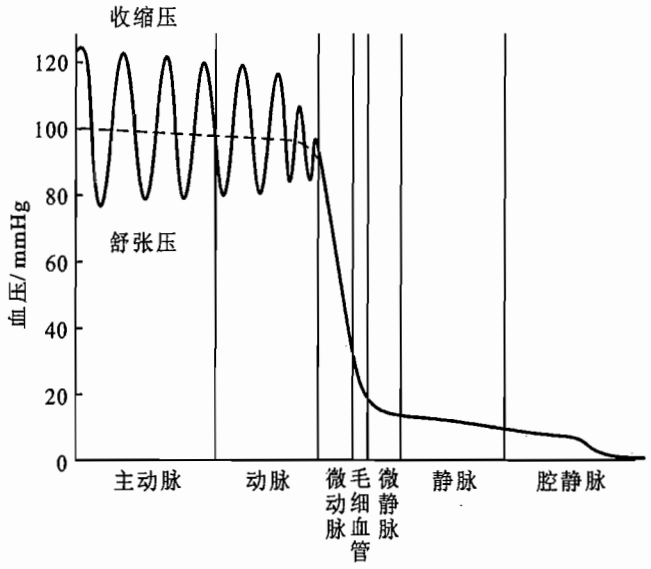


图 8.11 人体血液循环系统各部分的血压

静脉首要的功能是从身体各部分的毛细血管将血液引导回心脏。

静脉的管壁比动脉的薄得多,弹性也较低。主要静脉的管内横切面积是相应动脉的2倍,从组织接纳血液的小静脉的内切面积是供应血液的小动脉的6~7倍。静脉中的血量约为血液总量的一半,而且血压很少超过10 mmHg(1.33 kPa)。因此,静脉系统还起着贮血库的作用。

8.3.5 毛细血管网是物质交换的场所

微循环(cmicrocirculation)是指在封闭式血液循环系统中介于微动脉与微静脉之间的一套微细的血管系统(包括微动脉、毛细血管、微静脉等)中的血液循环(图 8.12)。血液和组织液之间的物质交换是通过微循环中的毛细血管来进行的。

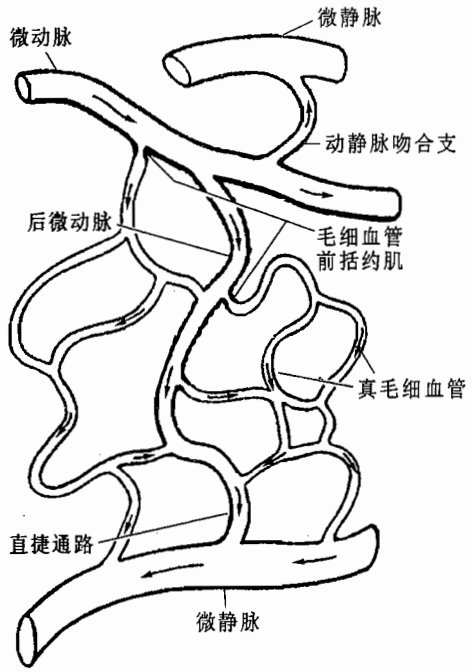


图 8.12 微循环模式图(仿 Little,1981)

毛细血管一般长约 1 mm,直径为 7 ~ 9 μm,刚刚可使红细胞通过。它遍布全身,伸入每个器官和组织,形成一个非常庞大的毛细血管网,在体内很少有细胞与毛细血管的距离超过 25 μm 的。有人估算,人体的毛细血管全长大约有 96 000 km,可以说是人体最大的器官。

毛细血管的结构很适应于在血液和组织液之间交换液体、溶解的气体和小分子的溶质。这些血管的管径很小,因而形成了最大的扩散表面。由于毛细血管数量很大,其总的横切面积也大,使毛细血管中的血流速度变慢,大约平均为 0.07 cm/s。血液流经毛细血管的时间在 1.5 ~ 2.0 s 之间,给物质交换提供了足够的时间。此外,毛细血管壁具有很大的通透性。研究脊椎动物的血浆和组织液发现,它们除蛋白质含量外其他的成分相同。人的血浆蛋白含量约为 6.8%,而组织液约含蛋白质 2.6%。各种离子、氨基酸、糖和其他溶质在血浆和组织液中的浓度都相同。所以组织液是血液的超滤液(ultrafiltrate)。

毛细血管中的血液与细胞间隙中的组织液之间的物质交换绝大部分是通过扩散进行的。组织的生理活动形成了毛细血管内外各种溶质的浓度梯度,顺着浓度梯度产生了有关溶质的净流量。通过毛细血管壁的交换是很迅速的,这是由于细胞之间存在裂隙,细胞上有孔道,细胞膜的通透性很大和扩散距离很短(不超过 25 μm)。通过扩散,循环的血液向细胞供给营养物质,清除新陈代谢所产生的废物。

8.3.6 怎样测量人体的血压

血压是指血液对血管壁的压力。一般测定的人体血压是肱动脉的血压。在人体上一般用间接法测量血压。将血压计的橡皮袖带缠在手臂上部,打气入带,使带内压力升高到 200 mmHg(26.66 kPa)左右,完全阻断血流。将听诊器放在袖带下肱动脉上,逐渐放出带内空气,当袖带压刚低于心脏收缩压,即动脉压的高峰大于袖带压时,血液以很高的速度穿过部分阻塞的动脉,高速的血流产生湍流和振动,可以听到第一声,这时血压计上的压力读数相当于收缩压。继续降低带内的压力,血液流过袖带阻滞区的时间延长,产生的声音增大。当袖带内压力相当于舒张压时,听到的声音低沉,持续时间更长。带内压力下降到刚低于舒张压,则声音全部消失。这是由于血液不断地平静地流过完全开放的血管,没有湍流,也没有噪声(图 8.13)。

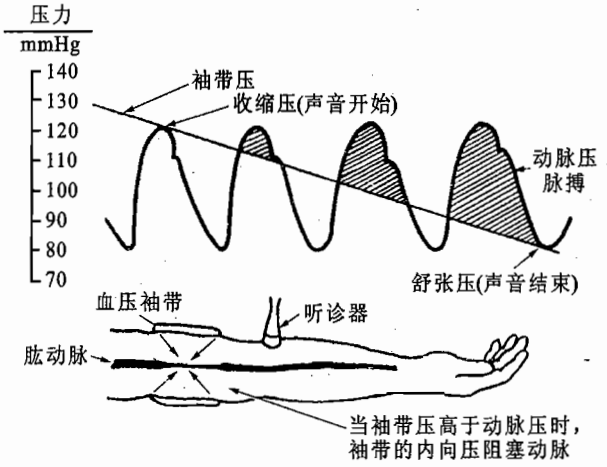


图 8.13 人体血压测量图解(仿 Little,1981)

8.3.7 高血压和动脉粥样硬化是危害人类健康的重要疾病

人体血压超过 140/90 mmHg 就算是高血压(hypertension)。高血压既普遍又具有潜在的危险。

高血压起源于微动脉的过度收缩。小部分高血压(器质性高血压)是由于肾上腺肿瘤或肾疾患等引起的,但大多数情况是起因不明,被称为原发性高血压。原发性高血压可能与以下因素有关:高血压病家族史、肥胖、高盐饮食、吸烟、情绪障碍和精神压力等。精神高度紧张和情绪障碍在原发性高血压的发病机制中占

有重要位置。高血压如不治疗会引起心脏的劳损，因为心脏要加强收缩才能把血液泵过狭窄的血管，长期下去，常引起心脏肥大，有可能引起衰竭。此外，持续的高血压会损害微动脉，使肝、肾、脑和心脏等重要器官的血液供应发生障碍。高血压最主要的病损器官是心、肾、脑。心力衰竭、肾衰竭和脑出血是晚期高血压病的三大并发症。因为早期高血压可以多年内无明显症状，故有“冷静杀手”之称。原发性高血压的早期可以采取低盐饮食、减肥、戒烟、保证睡眠、适度运动及学会控制情绪等措施来降低血压。如果这些措施不能有效地降低血压就需服用降压药如利尿剂、交感神经阻滞剂等来治疗。现在治疗高血压的有效药物有多种，不过一旦开始服用这些降压药就必须持续服用，切不可任意停药。

动脉粥样硬化(atherosclerosis)是动脉内膜中沉积含胆固醇的脂肪，形成粥样斑块(图 8.14)。随着斑块的扩大和增多，造成动脉管径变窄，使血流受阻，甚至堵塞；血管壁弹性降低而使血压升高；内膜破坏，因而引发血栓形成。在冠状动脉中的粥样斑块可使管腔变窄，心肌供血不足，因而引发心绞痛。更为严重的是粥样斑块或由其引发的血栓将冠状动脉完全堵塞，就会造成局部心肌梗死。冠状动脉粥样硬化的现代治疗技术有冠状动脉搭桥手术和动脉气囊成形术。动脉粥样硬化也可在脑中造成脑梗死，即中风。中风的症状是出现偏瘫、失语、意识障碍等。对付动脉粥样硬化的关键在于预防，包括积极治疗高血压，降低血液黏度、降低血液中过高的低密度胆固醇含量，抑制血小板的功能，防止血栓形成等。

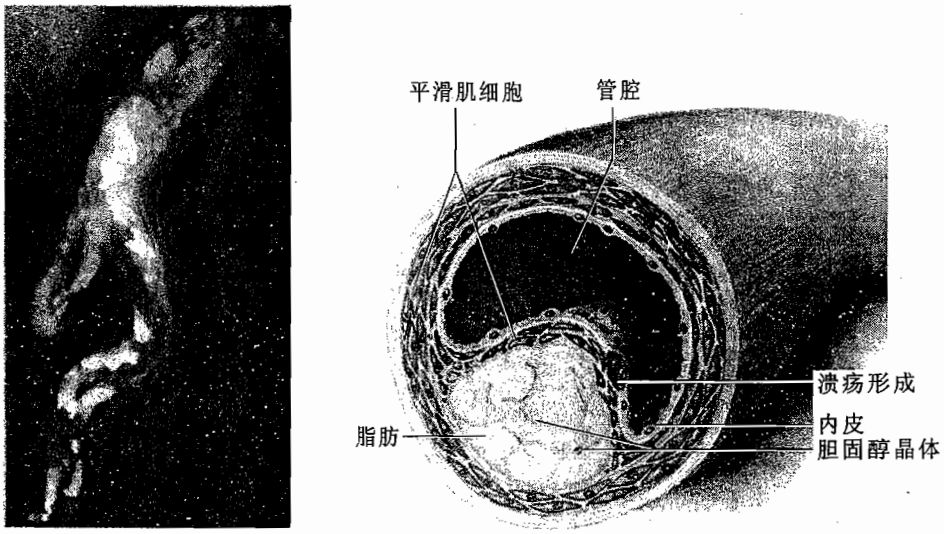


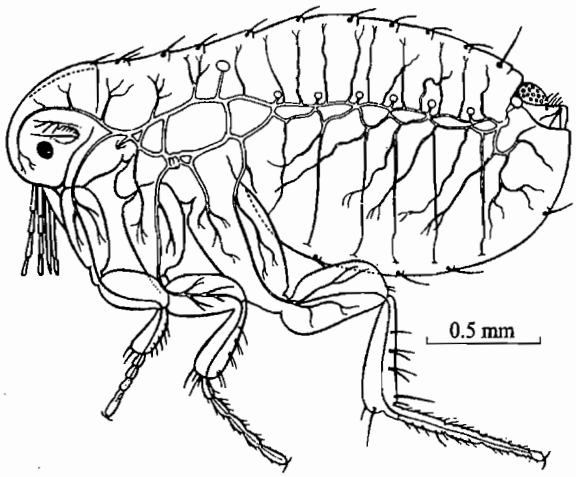
图 8.14 动脉粥样硬化 (a) 一位心脏病患者冠状动脉中的粥样斑块。(b) 粥样斑块处的横切面(仿 Mader,1995)

思考题

1. 为什么成年女人体内的水比成年男人体内的水要少一些？
2. 简述组织液在人体内的重要作用。
3. 为什么营养不良会出现水肿？
4. 为什么适量献血有益健康？
5. Rh 阴性妇女结婚后应注意什么问题？
6. 为什么心脏病患者不宜洗蒸汽浴？
7. 微循环在体内起什么作用？
8. 人体毛细血管一般长约 1 mm，遍布全身，形成一个庞大的毛细血管网。在体内很少有细胞与毛细血管距离超过 25 μm 的。试计算一个体重 60 kg 的人全身毛细血管的总长度。

9 气体交换与呼吸

9.1 人的呼吸系统的结构与功能
9.2 人体对高山的适应
9.3 危害身体健康的呼吸系统疾病



跳蚤通过分布全身的气管交换气体

营养物质经过消化吸收进入体内,给人体提供了能源物质。但是这些能源物质还必须经过氧化过程才能释放出所包含的能量,而氧化过程需要氧,最后产生二氧化碳和水。

单细胞生物可以直接从外环境中吸收氧,向周围环境释放二氧化碳。多细胞动物的大多数细胞不可能直接与外环境交换氧和二氧化碳,必须经过作为内环境的体液,再与外环境交换气体。在动物进化过程中发展了多种形式的供给氧和排出二氧化碳的气体交换系统。生活在水中或潮湿环境中的小型动物,如涡虫、蚯蚓,通过湿润的身体表面来交换气体。陆生的节肢动物,如蜘蛛、昆虫等发展了气管系统用来通气。在脊椎动物中,在水中生活的鱼类用鳃来交换气体,而两栖动物则用湿润的皮肤和肺交换气体。爬行类、鸟类和哺乳类以肺作为气体交换的器官。

9.1 人的呼吸系统的结构与功能

9.1.1 人为什么必须不停地呼吸?

当人体静息时,每分钟约消耗 200 mL 氧;运动时,耗氧量增加十几倍到二三十倍,同时产生大量二氧化碳。在人体内储存的氧是与血红蛋白结合的,只有 1000 mL 左右。所以,即使在静息时,人体内贮存的氧也只能维持几分钟的消耗。一个人可以几天或几十天不吃食物,可以几小时或几十小时不喝水还能维持生命,但只要几分钟不与外界交换气体(吸入氧与排出二氧化碳)就会因窒息而死亡。因此,经常不断地给机体

供应氧与排出二氧化碳,乃是维持体内环境的稳定和维持生命的必不可少的重要条件。

高等动物的气体交换过程有吸气和呼气,所以称为呼吸(respiration)。呼吸过程可以分为两部分:内呼吸和外呼吸。内呼吸是指能源物质在细胞内氧化的过程,消耗氧产生高能键、二氧化碳和水等,又称细胞呼吸,已在第4章讨论;外呼吸是指细胞与外环境之间交换气体的过程,在本章讨论。

9.1.2 人的呼吸系统包括口、鼻、喉、气管、肺

吸气时,空气经鼻(nose)或口进入咽(pharynx),再经喉(larynx)、气管才进入肺(图9.1)。气管长10~12 cm,直径约2 cm,由马蹄铁形软骨支撑,保持气体通道畅通。气管内部表面是纤毛上皮细胞,这些纤毛不断地协同运动,把表面的黏液层和上面的粉尘颗粒送到咽部,通过咳嗽排出体外。气管进入胸腔,分为2个支气管(bronchus)。入肺后,支气管再一分为二,分为细支气管。这些支气管都有马蹄铁形软骨环。细支气管经过15~16次的一再分支,分为终末细支气管。以上这些通道的功能在于引导空气进入肺直到呼吸表面,在其中并不进行气体交换。终末细支气管以下再分为呼吸性细支气管、肺泡管、肺泡囊和肺泡(alveolus)。肺泡壁只有一层上皮细胞,其中分布着毛细血管网(图9.2)。肺泡是真正进行体内外气体交换的地方。肺泡的直径为75~300 μm,总数约3亿个,估计总面积为50~100 m^2,为体表面积的25~50倍。

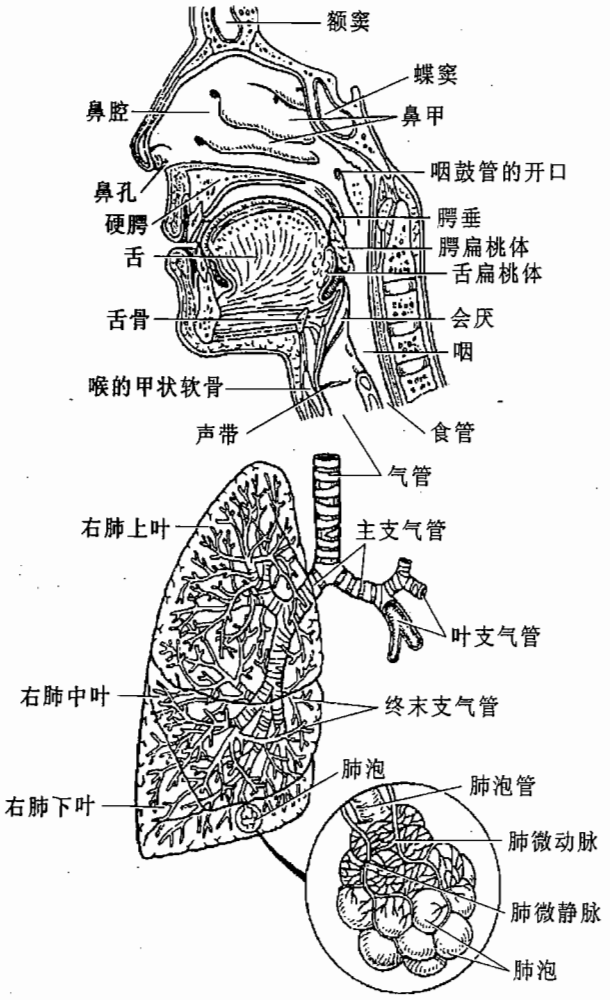


图9.1 人的呼吸器官(仿 Graaff,1994)

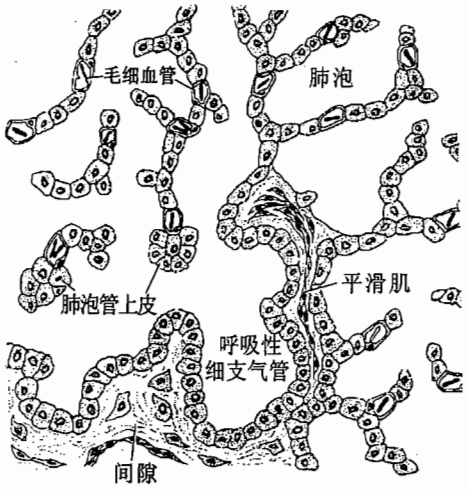


图9.2 肺泡的显微结构(仿 Hildebrandt,1965)

9.1.3 肺的换气活动依靠骨骼肌的收缩与舒张

整个肺除了有气管与外界相通外,是密封在胸廓中的。胸廓由脊柱、肋骨、胸骨以及肋间肌组成,底部由膈肌封闭(图9.3)。

由于呼吸时不同的肌肉活动,可以将呼吸运动分为腹式呼吸(abdominal breathing)和胸式呼吸(thoracic breathing)。腹式呼吸时膈肌收缩,膈下降,使胸廓扩张,吸入气体;膈肌舒张,膈上升,压缩胸廓,呼出气体(图9.4)。腹肌收缩引起主动呼气。胸式呼吸时肋间外肌收缩,肋骨上举,使胸廓扩张,吸入气体;肋间外肌舒张,肋骨下降,压缩胸廓,呼出气体。肋间内肌收缩引起主动呼气(图9.5)。一般情况下,人是腹式、胸式呼吸并用。

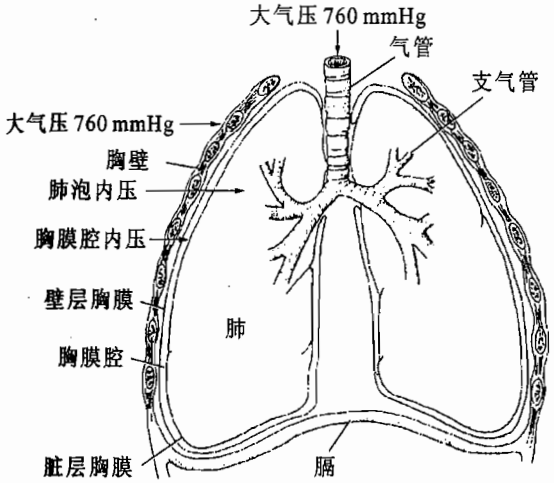


图 9.3 肺与胸廓

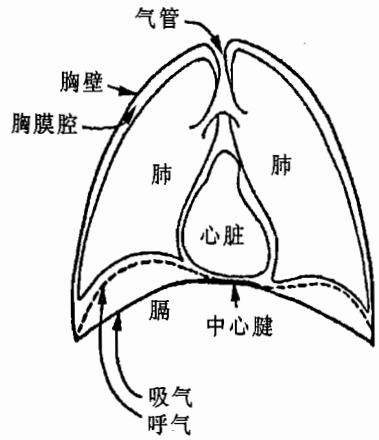


图 9.4 平静腹式呼吸之末,膈的相对位置

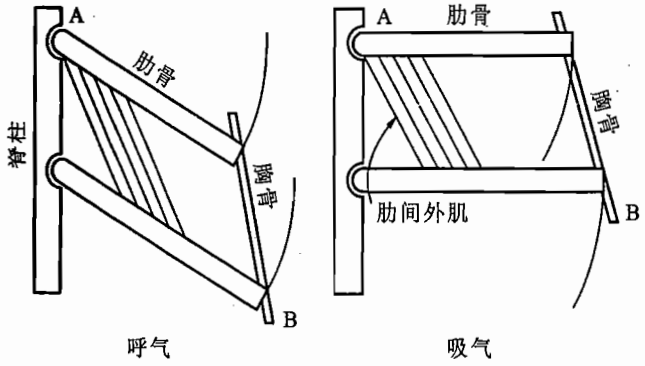


图 9.5 胸式呼吸时肋骨位置的变化

人在平静呼吸时每次吸入或呼出的气量称为潮气量,成年人的潮气量约为 400 ~ 500 mL。在平静吸气后再作最大吸气动作所能增加的吸气量称为补吸气量,成年人约为 1 500 ~ 1 800 mL。在平静呼气后再作最大呼气动作所能增加呼出的气量称为补呼气量,成年人约为 900 ~ 1 200 mL。最大吸气后尽力呼气所能呼出的气量称为肺活量(vital capacity),成年男性约为 3 500 mL,成年女性约为 2 500 mL。肺活量是潮气量、补吸气量与补呼气量之和(图 9.6)。

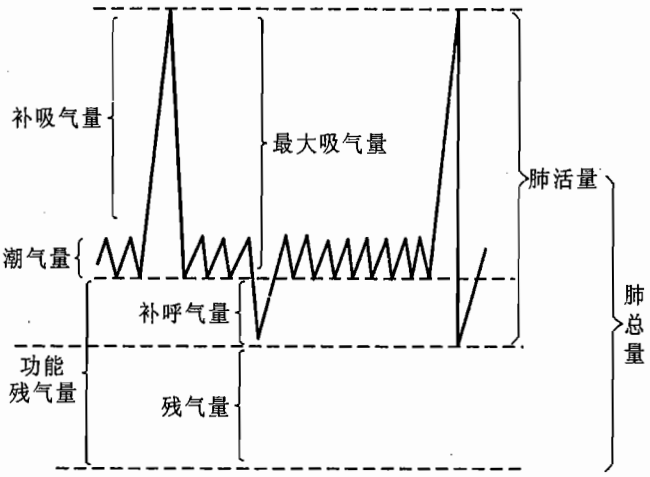


图 9.6 肺总量的各部分

肺通气量是指单位时间内进出肺的气量。一般情况下成人每分钟约呼吸 12 ~ 18 次。安静时,成年人每分通气量约为 6 ~ 8 L,而在从事重体力劳动或剧烈运动时可达 70 L 以上。由此可见,人体的通气功能有很大的生理贮备。有些肺功能已经明显衰退的患者仍能维持正常的平静呼吸,每分平静通气量没有多大变化,就是因为人体有很大的通气贮备。

9.1.4 血液运送呼吸气体

1. 气体在肺泡中与组织中的交换

体内外的气体交换、大气与肺泡之间的气体交换是呼吸过程的第一步。肺泡中的氧必须穿过肺泡毛细血管膜进入肺毛细血管,由血液运送到组织,再离开组织中的毛细血管,穿过细胞膜,进入细胞;而二氧化碳则必须经过一个方向相反的过程,由细胞到达肺泡。是什么原因促使氧和二氧化碳穿过肺泡上皮、毛细血管壁和细胞膜呢?这是扩散,只是靠被动的扩散,并没有主动的转运过程在起作用。扩散的进行必须存在浓度梯度,因为分子只能由高浓度处向低浓度处扩散。

肺动脉血来自体静脉，来自全身组织，二氧化碳分压高（6 kPa，即 46 mmHg），氧分压低（5.3 kPa，即 40 mmHg），流经肺毛细血管时与肺泡气只隔着一薄层组织。肺泡毛细血管内外的氧分压之差和二氧化碳分压之差促使氧由肺泡中扩散进入血液，而二氧化碳由血液中扩散进入肺泡。肺泡毛细血管的血液中氧分压升高，二氧化碳分压降低，直到肺泡气和毛细血管血液中氧和二氧化碳的分压分别相等时，这两种气体的净扩散停止。血液流经肺泡毛细血管后，其中氧分压和二氧化碳分压与肺泡气中的氧分压和二氧化碳分压基本相等（图 9.7）。

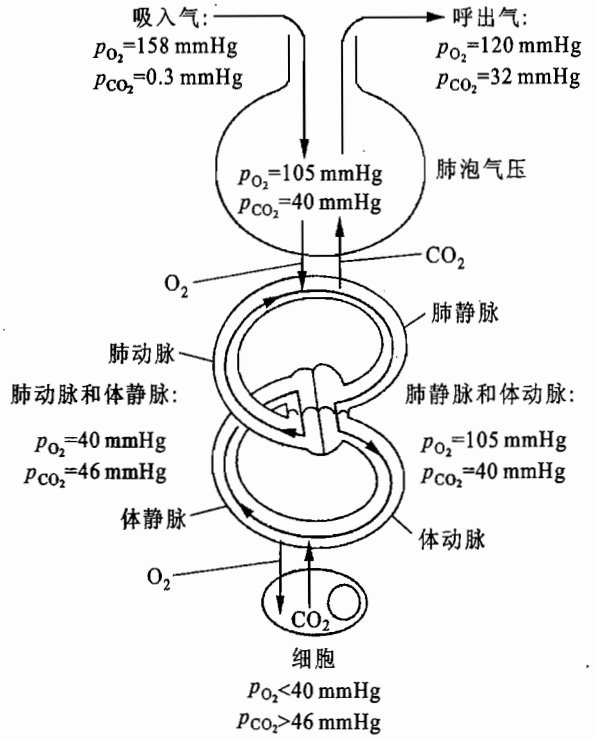


图 9.7 氧（O_2）和二氧化碳（CO_2）的分压在吸入气、呼出气以及全身各处的变化（仿 Luciano，1978）

体动脉血进入全身除肺泡以外的毛细血管，与血管外的组织液之间只隔着一薄层高通透性的毛细血管壁，而组织液与细胞内液之间也只隔着高通透性的细胞膜，在细胞中进行的新陈代谢作用不断地消耗氧产生二氧化碳。因此，细胞内液的氧分压低于组织液的，而组织液的氧分压又低于血液的；细胞内液的二氧化碳分压高于组织液的，更高于血液的。血液流经毛细血管，氧从血液穿过管壁经组织液向细胞扩散；二氧化碳自细胞内经过组织液扩散进入血液。其结果是血液中的氧分压降低，二氧化碳分压升高。当血液流到毛细血管的末端时，血液中氧分压、二氧化碳分压与周围组织液的分压达到平衡。

从以上所述可以看出，细胞的新陈代谢不断地消耗氧，呼吸活动经常给肺泡供给新鲜的含氧的空气，这便形成了氧分压的梯度。这种梯度造成氧从肺泡到肺中血液、从血液到身体各部分细胞的净扩散。相反，细胞的代谢活动产生二氧化碳，通过呼气从肺泡中排出二氧化碳，这也形成了二氧化碳分压的梯度。这种梯度造成二氧化碳从身体各部分的细胞到血液、从肺中血液到肺泡的净扩散。

2. 氧在血液中的运输

1 L 动脉血约含 200 mL 氧，其中只有 3 mL 氧溶解在血液的血浆中，197 mL 氧与红细胞中的血红蛋白（hemoglobin）结合。

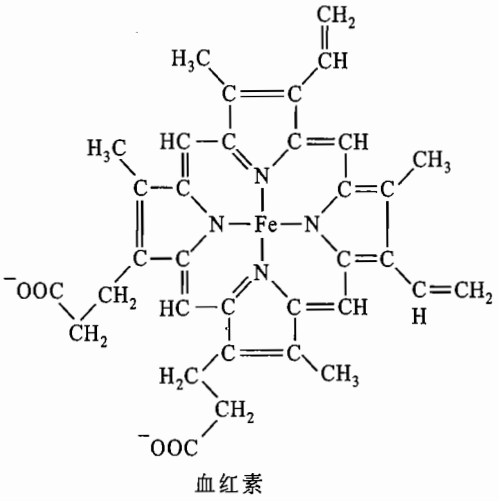
血红蛋白是由一个珠蛋白分子结合 4 个血红素构成的，相对分子质量为 64 500。珠蛋白分子包括 4 条链：2 条 α 链，每条链由 141 个氨基酸构成；2 条 β 链，每条链由 146 个氨基酸构成（图 9.8）。

每条链中包含一个血红素，每个血红素中心有一个亚铁离子，每个亚铁离子能携带一个氧分子。血红蛋白与氧结合很快，而且是可逆的。与氧结合的血红蛋白称为氧合血红蛋白。正常人每 100 mL 血液中约含 15 g 血红蛋白。每克血红蛋白可结合 1.34～1.36 mL氧。没有与氧结合的血红蛋白称为去氧血红蛋白。

血红蛋白与一氧化碳结合的亲和力是氧的 200 倍。即使在分压很低的情况下，一氧化碳也能取代氧与血红蛋白结合，形成一氧化碳血红蛋白，致使运送到组织中的氧显著下降。因此，汽车和通风不良的炉子产生的一氧化碳是危害很大的，甚至城市交通所产生的一氧化碳也可能导致局部缺氧而损伤脑的功能。

3. 二氧化碳在血液中的运输

血液流经组织毛细血管，氧合血红蛋白释放氧给组织，二氧化碳则从细胞中扩散出来经过组织液入血浆。少量的二氧化碳溶解在血浆中，约 90% 的二氧化碳继续扩散经过血浆进入红细胞。由于在红细胞中有碳酸酐酶催化水合作用，二氧化碳大部分在红细胞中水合形成碳酸，继而解离成碳酸氢根和氢离子。当血液从全身组织毛细血管流到肺泡毛细血管时则进行方向相反的变化。碳酸氢根与氢离子结合形成碳酸，在碳酸酐酶的作用下分解为二氧化碳与水。二氧化碳则扩散进入肺泡。



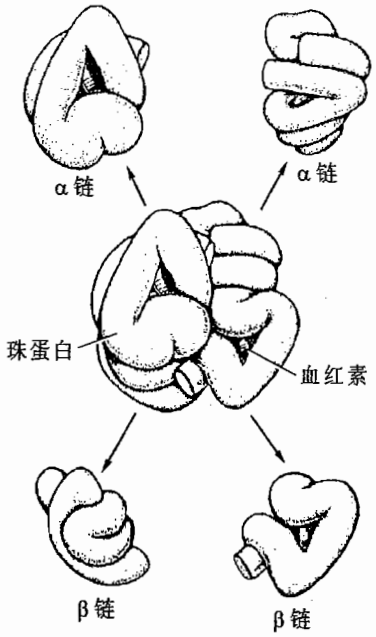


图 9.8 血红素与血红蛋白(仿 Eckert,1983)

9.1.5 呼吸运动的调节

人体的呼吸运动与心脏活动有相似之处,都是有节奏地、日夜不停地活动。但这两种活动的起因却有很大的不同。心肌具有自动节律性,而产生呼吸运动的肌肉都是骨骼肌,受躯体神经支配,没有神经的兴奋呼吸肌(膈肌、肋间肌)不会自动收缩。有节律的自动的呼吸活动起源于支配呼吸肌的运动神经元的有节律的冲动发放。这种发放完全依靠来自脑的神经冲动。调节呼吸的神经机制有两类:一类是随意控制,另一类是自动控制。

随意控制系统位于大脑皮质,它通过皮质脊髓束将冲动传送到呼吸运动神经元。大脑皮质可以有意识地控制呼吸活动的规式,例如,有意的过度通气或呼吸暂停(屏息)。人们的语言活动必须有意地调整、改变呼吸规式才能发出各种不同的声音。

自动控制系统位于延髓。延髓是最基本的呼吸中枢。延髓中有吸气神经元,它们发放神经冲动引起吸气肌(膈肌、肋间外肌)的收缩;还有呼气神经元,它们发放神经冲动引起呼气肌收缩。当身体的体力活动增强时,细胞需要更多的能量,就需要吸收更多的氧,产生更多的二氧化碳,结果血液中氧含量下降,二氧化碳含量升高。血液中的这种变化,会被人体内的化学感受器感受到,从而引起呼吸的改变。在颈动脉窦和主动脉弓附近由上皮细胞组成的颈动脉体和主动脉体是外周化学感受器,它们可以监测血液中氧和二氧化碳分压的水平。位于延髓的中枢化学感受器细胞对二氧化碳分压水平的反应非常灵敏,血液中二氧化碳分压水平稍有增加就会刺激延髓化学感受器细胞,这些细胞将神经冲动传送到呼吸中枢,引起呼吸活动加强。血液中的二氧化碳是延髓化学感受器的正常的兴奋剂,如果二氧化碳分压过低,不能刺激中枢化学感受器,就会导致呼吸暂停。过度的通气引起呼吸暂停,就是这个原因。

总之,血液中二氧化碳过多首先作用于延髓中枢的化学感受器,兴奋呼吸中枢,使呼吸增强。而血液缺氧则主要作用于外周化学感受器,反射地引起呼吸增强。

9.2 人体对高山的适应

攀登高山对人体的影响主要是由于高海拔地区气压下降,氧分压减少引起肺泡氧分压减少,动脉血的氧饱和度下降。在 3 800 m 左右的高度,气压从海平面的 760 mmHg 降到 480 mmHg,氧分压则从 159 mmHg 降到 100 mmHg。氧分压下降引起肺泡气氧分压随之下降,输送到血液中的氧量减少。因此立即引起身体几方面的反应:呼吸频率增加,将更多的空气吸入肺;心率和心输出量增加以加大经过肺和身体的动脉血流量;身体逐步增加红细胞和血红蛋白的生成,改善血液

输送氧的能力。新近到达高原的人即使进行了这些调整,也不能使他发挥正常的生理效能。曾经测定,在海拔5 500 m的高度,一个人刚到高地尚未适应的时候,完成运动的能力只有海平面的50%。世居高原的民族,胸部和肺总量都比较大,他们的呼吸频率也高于居住在海平面的人。高原世居者,血液中红细胞计数和血红蛋白量都较高,心脏一般较大,心率一般低于世居海平面的人。世居高原者对高海拔的适应表现在他们在高海拔地区的运动能力,他们可以在高海拔地区进行日常的体力劳动,而来自低海拔地区的人即使经过一段时期的适应,在体力活动中也会很快变得精疲力竭。世居高原者与来自低海拔地区的人的差别还表现在生育能力上,移居高原的低海拔地区人的不育率和婴儿死亡率都比较高。世居高原者对高原生活的高度适应能力是遗传因素决定的,还是在高原生活过程中获得的,这还是一个尚待研究的问题。

9.3 危害身体健康的呼吸系统疾病

9.3.1 由吸烟引起的慢性肺气肿

慢性肺气肿(emphysema)是一种老年性疾病,主要是长期吸烟所致。它的主要病变是许多终末细支气管阻塞和肺泡破裂,使呼吸膜的总面积大量减少。患者的组织供氧不足,常发生憋气。由于大部分肺受损害,肺内血管阻力显著增加,引起肺的高血压。由此引起右心负担过重,往往导致右心衰竭。慢性肺气肿通常经过多年缓慢的发展,直到由于供氧不足和血中二氧化碳过多而导致死亡。不能不说这是对长期吸烟者的极大的惩罚。

9.3.2 普通感冒与流行性感冒是开始于上呼吸道的最常见的传染性疾病

普通感冒(common cold)大约是由200多种相近的病毒所引起的,它通过人与人之间的接触而传播。症状有头痛、疲乏、发冷、咽痛和流鼻涕等。一个稳定的人群常常很快会对本地的病毒产生免疫力。如果由于某种原因(例如新学年开始)传入一种不同的病毒株,又会引起感冒发作。

流行性感冒(influenza)是一种更为严重的疾病,主要症状有发热、寒战、乏力、肌肉酸痛、头痛以及呼吸道炎症等。可采用缓解症状的措施,患者应充分休息,多饮水。流行性感冒的病原体有A、B、C 3个病毒株,A型流感病毒又分为几个亚株。各种病毒引起的症状相似,但它们的抗原性却没有共同之处,不能交叉免疫。可采取的预防措施是注射流感病毒疫苗。

9.3.3 硅肺

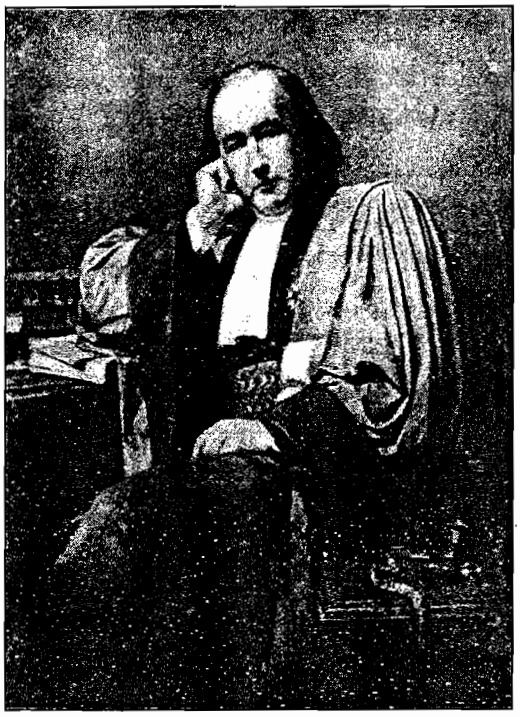
硅肺(silicosis)是因长期吸入二氧化硅的微粒而造成的肺部慢性疾病。此病最常见于矿工、石匠等工人中。肺内的巨噬细胞吞噬吸入肺内的微小的二氧化硅颗粒,但巨噬细胞不能消化这种颗粒反而被它们杀死。死亡的细胞聚集起来形成纤维状小节,逐步使肺部纤维化,使肺容积减少,气体交换受阻。此病无有效疗法,只有预防。应采取措施尽量减少工人吸入粉尘,定期用X线检查工人肺部。

思考题

1. 人体肺泡的直径为75~300 μm,总数约为3亿个。试计算人体呼吸表面的总面积。
2. 为什么吸烟危害健康?
3. 为什么运动员要到高原去训练?
4. 人体左肺有两叶,右肺有三叶,因病切除一叶肺的人还能正常地生活吗?为什么?

10 内环境的控制

10.1 体温调节
10.2 渗透调节与排泄



贝尔纳(C. Bernard,1813—1878)

1857 年贝尔纳首先指出,细胞外液是机体细胞直接生活于其中的环境,而这种细胞外液就是身体的内环境,“内环境的稳定是独立自由的生命的条件”。1926 年坎农发展了维持动物机体内环境稳定的概念。他强调指出,这种稳定状态只有通过细致地协调生理过程才能得到。内环境的任何变化都会引起机体自动调节组织和器官的活动,产生一些反应来减少内环境的变化。他提出一个新名词——稳态——来概括由这种代偿性调节反应所形成的稳定状态。

本章以体温调节(thermoregulation)与渗透调节(osmoregulation)为例来说明动物体和人体如何实现对内环境的控制。

10.1 体温调节

10.1.1 按照调节体温能力的不同动物可以分为3类

地球上气温变化很大,从零下70℃到零上60℃。在这个变化范围内生活的动物按照调节体温的能力可以分为变温动物(poikilotherm)、异温动物(heterotherm)和恒温动物(homeotherm)3类。变温动物又称为冷血动物,在一个小的温度范围内体温随环境温度的改变而改变。当气温过高时它就换个阴凉的地方,当气温过低时就到日光下取暖或钻入洞穴内进入冬眠状态,这种通过动物的行为来调节体温的方式称为行为性体温调节(图10.1)。恒温动物又称为温血动物,能在更大的气温变化范围内保持比较恒定的体温(35~42℃)。恒温动物主要是通过调节体内生理过程来维持比较稳定的体温,这种调节方式称为生理性体温调节。

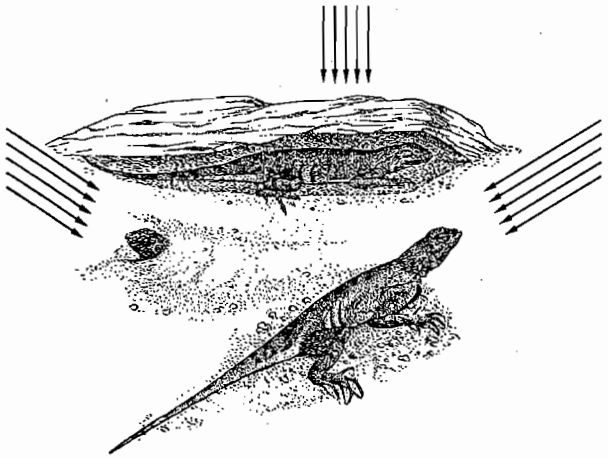


图10.1 蜥蜴通过行为调节体温 早晨阳光先温暖动物头部的血液,身体其余部分还埋藏在沙土中;中午蜥蜴躲在阴凉处;下午则露出全身,与阳光平行(仿Bogert,1959)

恒温动物是进化的产物,在广大的动物界只有鸟类和哺乳动物的大多数是恒温动物,而其余的绝大多数是变温动物。在变温动物与恒温动物之间还有一类为数很少的异温动物,包括很少几种鸟类和一些低等哺乳动物。它们的体温调节机制介乎变温动物与恒温动物之间,例如,其中一些动物(如刺猬)在非冬眠季节能维持相当恒定的体温,和恒温动物一样;在冬眠季节进入冬眠状态,体温维持在环境温度之上约2℃,随环境的变化而变化。

10.1.2 恒温动物通过调节供热与散热来维持稳定的体温

1. 人体的体温

人是恒温动物,体温是相当稳定的。但并不是全身各部分的体温都相同。身体表层的温度称为体壳温度(shell temperature),身体内部的温度称为体核温度(core temperature)(图10.2)。人体体壳温度可随环境温度和衣着情况的不同而有所变化,约为32℃左右。在临床上常测直肠、口腔和腋窝3处的温度来表示体核温度。直肠温度的平均值为37.5℃,口腔温度比直肠温度低0.2~0.3℃,腋窝温度又比口腔温度低0.3~0.5℃,平均值为36.8℃。人体正常体温并不是一个固定的温度水平,而是一个范围。

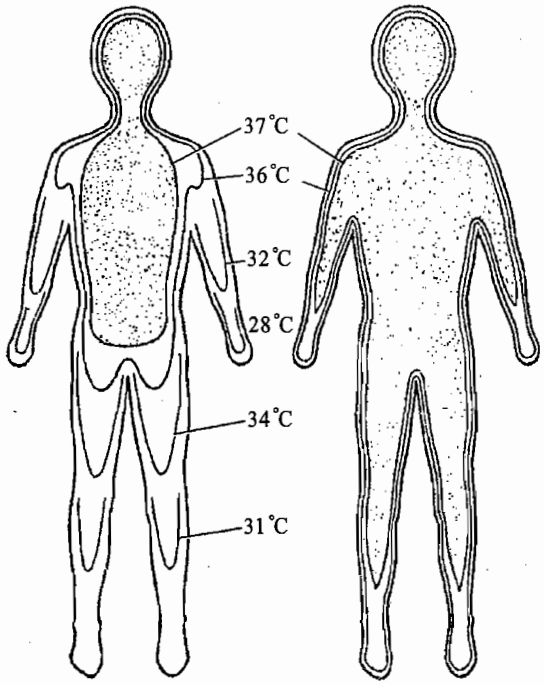


图10.2 人体的体壳温度与体核温度(仿Schmidt-Nielsen,1979)

此外,人体的体温还有周期性的变化。在一昼夜中,凌晨的体温最低,下午5—7时体温最高,以后下降(图10.3)。成年女性的体温随月经周期而变化。每天在早晨起床前,清醒静卧时测口腔温度,发现月经前体温较高,月经来时体温下降0.2~0.3℃,在排卵日体温降低0.2℃,排卵后立即升高约0.5℃,达到月经前期水平。这是由于卵巢中孕激素分泌增加,孕激素

有产热效应所引起的。

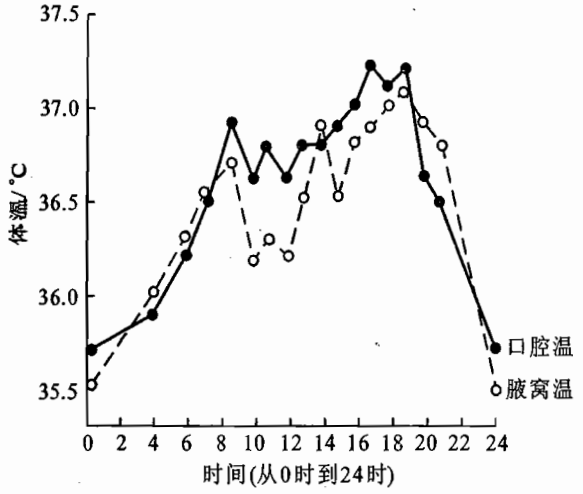


图 10.3 人体体温的昼夜变动(引自上海第一医学院,1981)

2. 人体的供热机制

人体在安静时主要由内脏、肌肉、脑等组织的代谢过程提供热量。人体增加供热量有几个途径,最主要的是增加肌肉活动,骨骼肌收缩时释放大量的热。在体温调节中骨骼肌是主要的供热器官。在寒冷环境中,机体出现战栗,温度越低,战栗越强,供热越多,热量增加几倍,因而可保持体温不变。战栗是骨骼肌的反射活动,由寒冷作用于皮肤冷感受器所引起的。在哺乳动物中,所有的组织都释放热。除肌肉组织以外,在低温时,在激素的刺激下肝也释放大量的热;全身脂肪代谢的酶系统也被激活起来,脂肪被分解、氧化,释放热量。

3. 人体的散热机制

恒温动物在低温中要及时减少散热增加供热才能维持体温相对的稳定。在高温中要减少供热增加散热才能维持体温相对稳定。

人体也和无机物一样,通过传导、辐射、对流、蒸发等物理方式散热。

空气是不良导热体,人在空气中活动,传导不是主要的散热方法。只有裸露的皮肤与良导热体接触时才发生有效的传导散热,如坐在冰凉的石板上,浸泡在凉水中。

辐射是一种重要的散热方式,温度较高的物体表面发射红外线,由温度较低的物体接收。在气温约为25℃的正常舒适的环境中,哺乳动物的皮肤温度约为32℃,这种温度差是够大的,足以使大部分身体的热经由辐射散失。如果周围温度接近体温时,则辐射散热失去作用。

对流也是一种散热的方式。紧贴身体的空气由于辐射的结果温度升高,体积膨胀而上升,冷空气接着来补充,因而不断带走热量。当周围温度与体温相近时,不发生对流。

蒸发是非常有效的散热方式。每蒸发 1 g 水从体内吸去 242 4 J(580 cal)热。当气温和周围物体温度接近体温时,辐射和对流都失去散热的作用,只能靠蒸发散热。所以蒸发是重要的散热方式。人体每小时蒸发量大约为 37 g 水,1/3 从呼吸道表面排出,2/3 从皮肤蒸发。

人体除了像无机物一样以传导、辐射、对流、蒸发等物理方式散热以外,还调节机体内部的生理过程来增加或减少散热。物理散热过程都发生在体表,所以皮肤是主要的散热器官,而皮肤的散热机制主要是血管运动和汗腺活动。

在一般情况下,皮下、皮肤中血管运动导致皮肤血流量的改变,皮肤血流量决定皮温,这是调节体温的主要机制。皮肤血管运动主要是外部温度变化作用于皮肤温度感受器所引起的反射活动。在寒冷作用下,皮温降低产生血管收缩反应。皮肤微动脉收缩,皮肤中血流量减少,甚至截断血流,皮温下降,散热量减少。在温热作用下,皮温升高产生血管舒张反应,皮内微动脉舒张,血流量大为增加。由于体核温度高于皮温,来自体核的血液使皮温上升,从而增加辐射、对流、蒸发的散热量。

当通过辐射、对流以及蒸发等都不能阻止体温继续上升时(例如,在高温环境中或从事体力劳动时),汗腺受到神经的刺激开始出汗,汗水在皮肤上蒸发,带走大量的热。出汗是有效的增加散热的机制。一般情况,当环境温度为 29℃ 时人开始出汗,35℃ 以上出汗成了唯一有效的散热机制。有些哺乳动物和所有的鸟类没有汗腺,这些动物(如狗与猫)在高温时出现喘气,通过呼吸道增加蒸发量以增加散热。

4. 体温调节中枢

人体最重要的体温调节中枢位于下丘脑。恒温动物下丘脑中存在调定点机制,即体温调节类似恒温器的调节机制。恒温动物有一确定的调定点的数值(如37℃),如果体温偏离这个数值,则通过反馈系统将信息送回下丘脑体温调节中枢。下丘脑体温调节中枢整合来自外周和体核的温度感受器的信息,将这些信息

与调定点比较，相应地调节散热机制或供热机制，维持体温的恒定。

10.1.3 发热是一种病理反应

发热对人体的影响可以从两方面看：一方面，发热时白细胞增多，抗体生成加快，肝的解毒功能增强，能使机体的抵抗力有所提高。可以说，一定程度的发热是机体对疾病的生理性防御反应。但是，长期过高的发热会使人体内各种调节功能紊乱，给患者带来不良影响。当体温超过41℃时，体温调节中枢就会失去调节体温的能力，许多细胞开始破坏。当体温升高到43℃，如果不采取有效措施（如以酒精擦拭身体，或以冰水冷却身体等）使体温迅速恢复到正常范围，则患者将有生命危险。阿司匹林等解热药对下丘脑体温调节中枢的作用与细菌毒素等致热原的作用相反，它们使体温调节中枢的调定点降低，从而使体温下降。不过阿司匹林不降低正常体温。

10.2 渗透调节与排泄

10.2.1 渗透调节的必要性

维持内环境的稳定首先要保证体内有适量的水分，还要保证在体液中含有适量的盐类和营养物质。在生活中有许多因素影响人体内的水分和盐类的含量，如吃进的食物中包含水和盐，体内代谢过程产生水，而呼吸活动排出一定量的水分，出汗又排出水和盐，这些因素都会使体内的水分和盐类的含量发生变化。因此，人体必须有相应的机制来保证体内水分和盐类的稳定，这种稳定也是整个体内环境稳定的重要组成部分。如果体内水和盐类不能维持稳定，整个内环境也不能保持稳定，这就会危及生命。体内水和盐类含量的调节，也就是体液渗透压的调节，所以又称为渗透调节。

10.2.2 排泄系统在稳态中的作用

排泄（excretion）是人体将分解代谢的终末产物排出体外的过程。细胞代谢过程所产生的废物穿过细胞膜进入组织液，再进入血浆，经由血液循环运送到相关的器官排出体外。人体参与排泄的器官包括：呼吸器官，由肺排出二氧化碳和少量的水；消化器官，肝分泌胆色素经肠排出，大肠黏膜排出无机盐；皮肤，通过汗腺排出水、盐和尿素等；肾（kidney），人体最重要的排泄器官。

肾作为排泄器官的功能是多方面的，可以概括为：

① 清除体内代谢终末产物，如尿素、尿酸等；

② 清除体内异物和它们的代谢产物；

③ 维持体内适当的水含量；

④ 维持体液中钠、钾、氯、钙、氢等离子的适当浓度；

⑤ 维持体液的一定的渗透浓度。

后3项就是渗透调节的功能，所以排泄器官也是渗透调节器官。这5项功能都在维持内环境的稳定中起着重要的作用。

10.2.3 肾是人体最重要的排泄器官

肾、输尿管（ureter）、膀胱（bladder）和尿道（urethra）构成了人体的泌尿系统（图10.4）。人体排出的

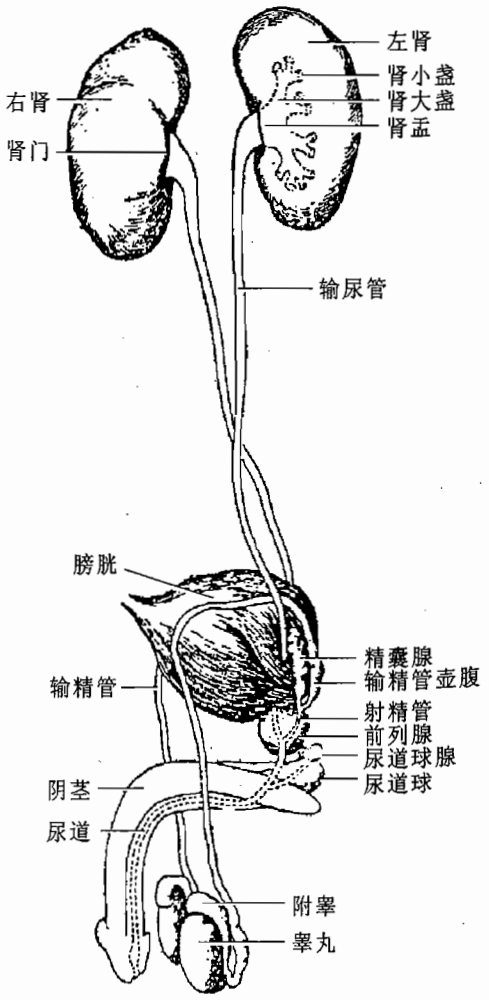


图10.4 人体的泌尿系统（引自北京师范大学等，1981）

尿是在肾中产生的。肾位于腹腔的背面,脊柱的左右侧各一个,相当于拳头大小,红棕色。输尿管是肌肉性管道,连接肾与膀胱。左右两条输尿管通过蠕动将尿从肾输送到膀胱。膀胱是中空的肌肉性器官。它的容积随着尿的输入而逐渐扩张,可达 600 mL 左右。尿道从膀胱通到体外。

肾是人体最重要的渗透调节和排泄器官(图 10.5)。每个肾由大约 100 万个功能单位组成。这种功能单位称为肾单位(nephron)。肾单位包括肾小体和肾小管两部分。肾小体又分肾小球和肾小囊(renal capsule)两部分。肾小球是由入球微动脉分支形成的一团毛细血管网,包含大约 50 个毛细血管袢。肾小囊是一个中空的双层壁组成的杯形囊与肾小管的近曲小管相通。肾小管分为近曲小管、髓袢(包含髓袢降支粗段、髓袢细段、髓袢升支粗段)和远曲小管几部分。远曲小管与集合管相通,而各集合管都通入肾盂(图 10.6)。肾盂与输尿管相通。

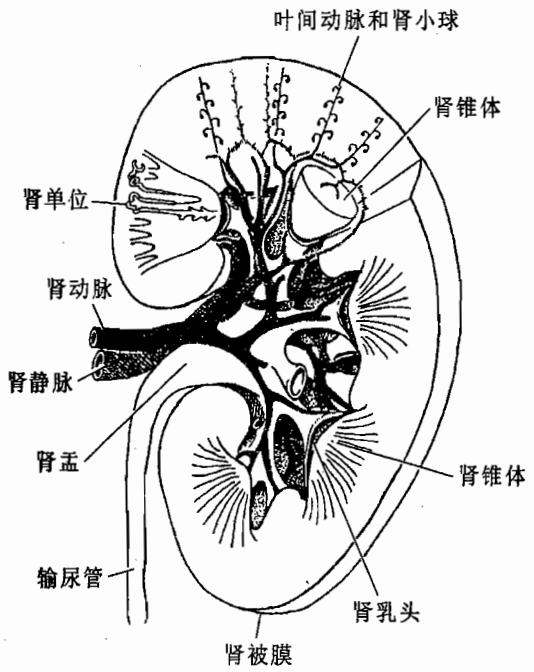


图 10.5 肾的结构(仿 Smith,1956)

肾又可分为髓质与皮质两层。髓质区主要包含集合管、髓袢、血管和支持组织等,皮质区主要包含肾小球、近曲和远曲小管、血管、支持组织和神经等。肾有丰富的血液供给,而且每一个肾单位都有血液供给。肾动脉由肾内侧下凹处入肾,分成四五个分支沿髓质与皮质之间进入外周的皮质。肾动脉一再分支,最后

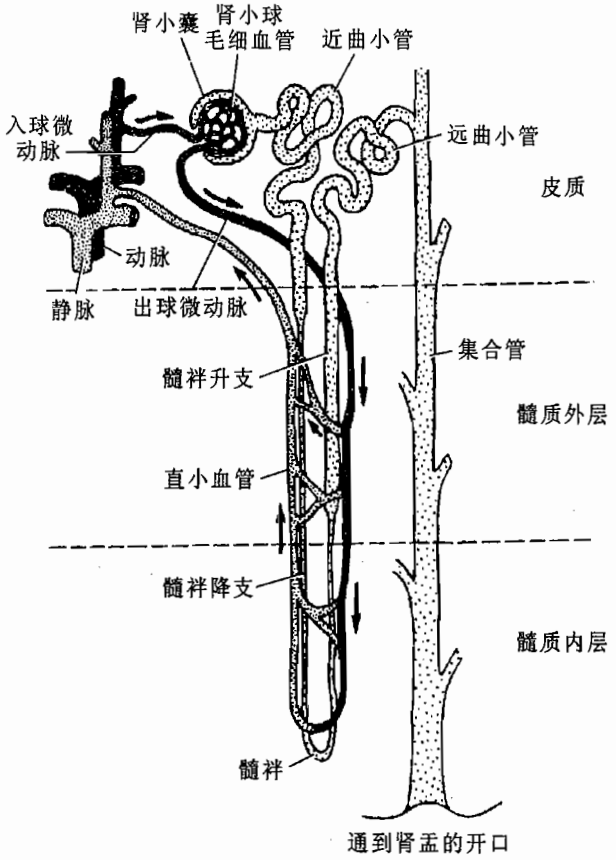


图 10.6 肾单位的结构

分成入球微动脉进入肾小体,在肾小囊中第一次分成毛细血管网(肾小球),再汇合成出球微动脉。出球微动脉离开肾小体后再次分成毛细血管网包围近曲小管和远曲小管。这些毛细血管汇合成微静脉、肾静脉出肾。

10.2.4 尿是怎样生成的?

尿是在肾中生成的,生成的机制是很复杂的。从肾单位结构的复杂性也可以推想到尿生成机制的复杂性。

尿生成的过程包括超滤(ultrafiltration)、重吸收(reabsorption)和分泌(secretion)3 个过程。在肾小球中进行超滤,滤液经过肾小管时被重吸收掉一些溶质和水分,再由肾小管分泌一些溶质,使滤液的成分和体积都发生改变,最后生成尿(图 10.7)。

1. 超滤

1924 年美国生理学家 A. N. Richards 等人用直径 10 μm 的微吸管刺入蛙的肾小囊中(图 10.8),取出少量囊内液进行微量分析,发现囊内液除了基本上没有蛋白质外,尿素、氯化钠、葡萄糖和磷酸根的

浓度以及电导率等都与血浆相同,实际上是去蛋白质的血浆。这个实验证明了原尿(囊内液)是血液的超滤液。

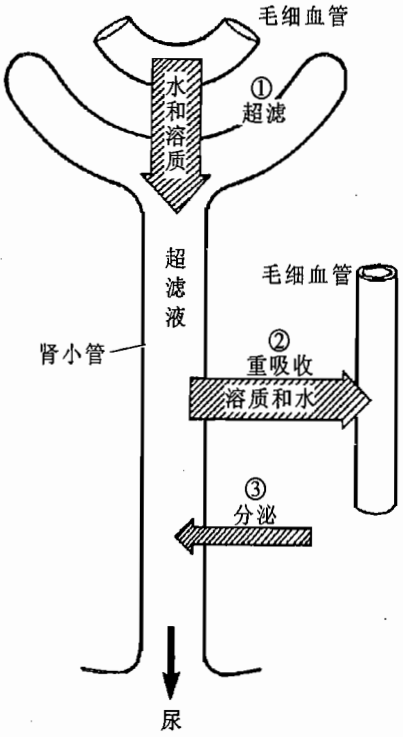


图 10.7 尿生成的过程(仿 Eckert,1983)

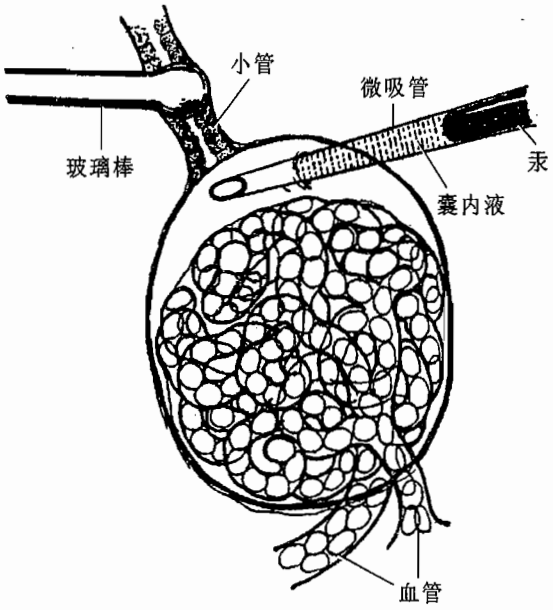


图 10.8 用微吸管从肾小囊吸取囊内液(仿 Evans,1946)

2. 重吸收

肾小球过滤仅仅是生成尿的第一步。滤液在肾小管内还要经过重吸收和分泌等过程。在近曲小管滤液中,约 67% 的钠离子被主动转运出去,相应数量的水和一些溶质,如氯离子也被动地随着转运出去,葡萄糖、氨基酸、维生素等营养物质几乎全部被重吸收,滤液体积缩小。在近曲小管的末端,滤液缩减到原体积的 1/4。

3. 分泌

肾单位的近曲小管、远曲小管等部位又将血浆中的一些物质分泌到管腔中。这些物质包括钾离子、氢离子、氨、有机酸和有机碱等。肾单位还可分泌其他许多物质,其中包括药物、毒物和内源性的以及天然的分子。肾单位怎能识别这么多的各式各样的物质并将它们转运出去呢?这是由于肝修饰了这些分子,使它们能与肾单位壁上的转运系统发生作用,就可以被这些系统转运出去。

10.2.5 尿渗透压的调节

经过超滤、重吸收和分泌 3 个过程所生成的尿还必须根据体内水分的情况调节其渗透压,以维持体内水量的稳定。在体内水量过多时尿的渗透压降低,排出的水量增加;当体内水量减少时则尿的渗透压升高,排出的水量减少。

流出近曲小管的滤液流经髓袢再流出远曲小管时渗透压变化很小。但是在流过集合管时,液体中的水分越来越多地被集合管所重吸收,因而管内渗透压越来越高。集合管为什么会吸收水分呢?这是由于集合管的外周细胞间液从皮质到髓质的渗透压越来越高,形成了一个浓度梯度(图 10.9)。这种浓度梯度又是由一套逆流交换机制所产生的。

总之,尿的生成是从血液在肾小球过滤开始,在近曲小管滤液被浓缩,几乎全部营养物质、75% 的盐以及相应的水分被重吸收,留下尿素和一些其他的物质。滤液通过髓袢和远曲小管后,渗透压的净变化很小,但是由于逆流倍增机制的作用在髓袢内外形成了一个从皮质到髓质的浓度梯度。这个浓度梯度使渗透压较低的滤液沿集合管下行从皮质到髓质时,其中的水分被浓度越来越高的细胞间液所吸收。尿生成的过程中一般没有水的主动转运过程,水分都是从滤液中被动地吸收掉的。

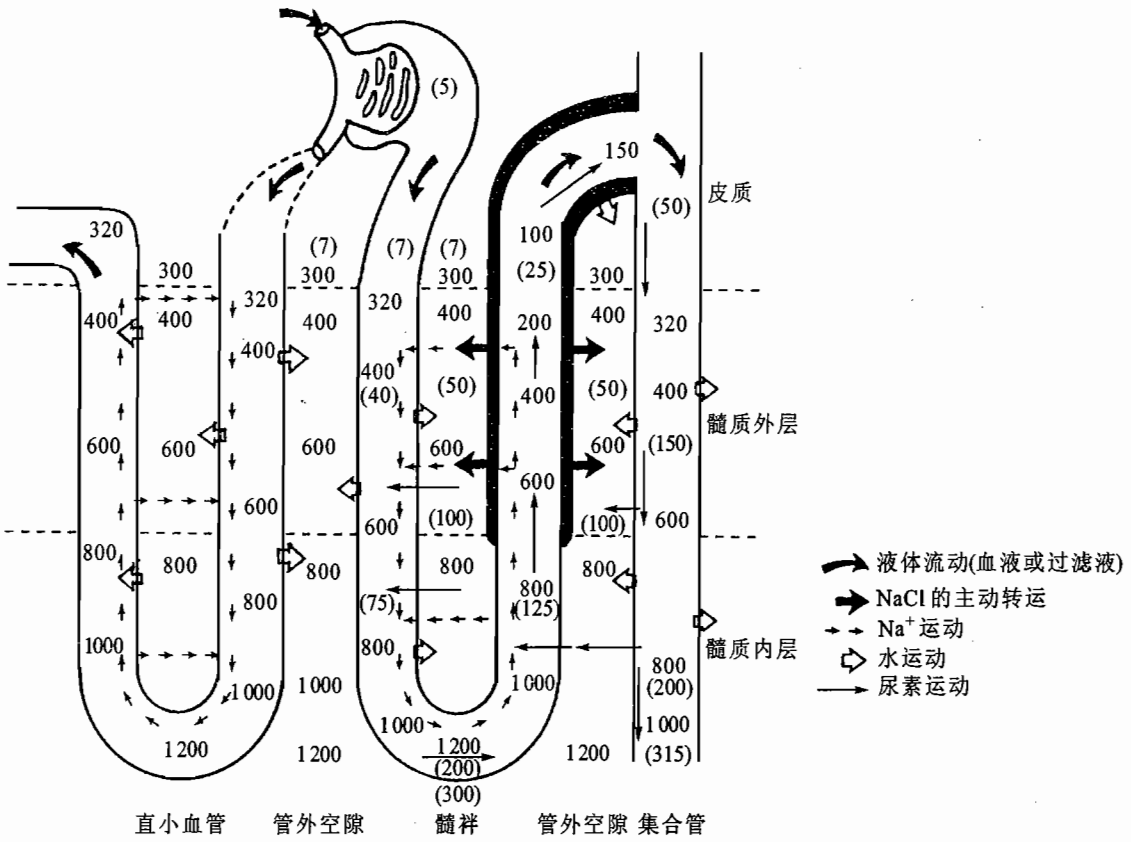


图 10.9 肾内的浓度梯度示意图 图中数字表示不同部位的渗透浓度(mmol/L)括号内的数字为尿素的渗透浓度(仿 Wilson,1979)

10.2.6 水重吸收的控制——抗利尿激素的作用

水分在集合管中下行时被动吸收的速率决定于集合管壁上皮细胞的水通透性。垂体后叶释放的抗利尿激素(antidiuretic hormone, ADH)增强集合管的水通透性,因此,调节抗利尿激素的释放就能控制尿排出的水量。血液中的抗利尿激素水平越高,则集合管上皮细胞的水通透性越大,因此,当尿流经集合管时便会有更多的水被吸走。血液中抗利尿激素的水平决定于血浆渗透压。下丘脑中有对渗透压敏感的神经元,在血浆渗透压升高时发放冲动的频率增加。这些神经元是神经分泌细胞,它们的轴突伸到垂体后叶,在神经冲动的作用下从神经末梢释放抗利尿激素到血液中。这些细胞的发放增加,便会增加抗利尿激素的释放,提高血液中抗利尿激素的水平,使更多的水通过集合管壁回到血液中。血液中水增加,则血浆渗透压降低,逐渐接近渗透压调定点的水平,便会使下丘脑神经分泌细胞减少发放,从而减少神经末梢释放抗利尿激素,这也是一个负反馈过程(图 10.10)。血量增加也会抑制下丘脑神经分泌细胞产生和释放抗利尿激素。左心房以及循环系统其他部分的容量感受器将血量增加的信息传送到中枢神经系统。任何增加血量的因素都会抑制下丘脑细胞释放抗利尿激素,使通过尿排出体

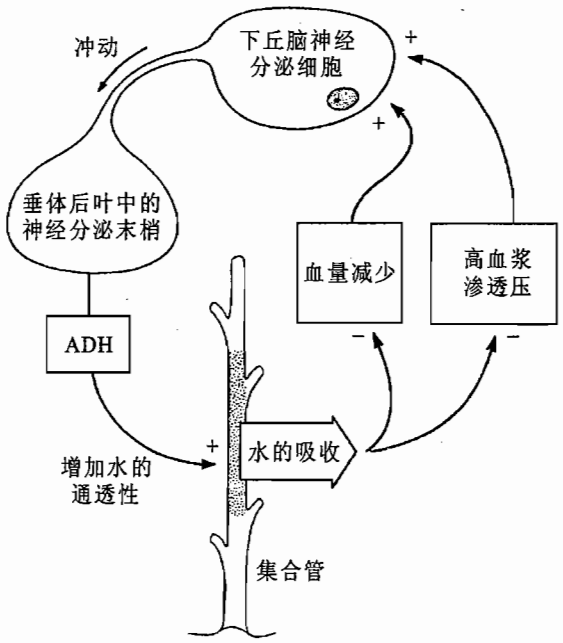


图 10.10 抗利尿激素的调节(仿 Eckert,1983)

外的水量增加。相反,任何减少血量的因素都会反射性地引起抗利尿激素释放,从而保持体内水分。因此,当饮入大量清水时,由于血浆渗透压降低和血量增加导致抗利尿激素的分泌受到抑制,水在集合管中下行时吸收减少,排出大量稀释的尿。

10.2.7 泌尿系统的功能障碍及肾功能减退的救治

尿道感染是泌尿系统常发生的疾病,在女性中特别容易发生。这是因为女性的尿道较短,比男性更易遭受细菌的侵袭。细菌侵袭尿道引起尿道炎,侵袭膀胱引起膀胱炎,如果再进一步侵袭到肾则可引起肾盂肾炎。肾小球遭受损伤可引起肾小球堵塞,没有液体流入肾小管;也可引起肾小球的通透性超过正常值。如果肾小球通透性过高,蛋白质、白细胞,甚至红细胞都可在尿中出现。

由于肾在维持内环境稳态中的重要作用,肾全部甚至部分停止活动(肾衰竭)就成为危及生命的疾病。有多种原因可引发肾衰竭:如血液中的有毒物质、某些免疫反应、严重的肾感染、血流突然减少(如外伤引起的大量失血)等。肾衰竭可突然发生,称为急性肾衰竭。肾功能也可逐渐减退,形成慢性肾衰竭。如诊断为肾衰竭应立即治疗。如果是双侧肾衰竭就需要进行肾透析(kidney dialysis)以清除血液中的有害物质。肾透析有血液透析和腹腔透析两种方式。血液透析是将患者的血液从腕部动脉引入透析器中的由半透膜制成的管道系统,血液流经半透膜管道时与管道外的透析液进行物质交换,除去血液中的有害物质(如代谢废物等)后再流回患者的静脉(图 10.11)。腹腔透析则是通过安装在腹壁上的塑料管将透析液直接注入腹腔。腹腔中周围器官的代谢废物和水分子扩散进入透析液,4~8 小时后将透析液排出。在腹腔透析时,患者可以进行正常的活动。

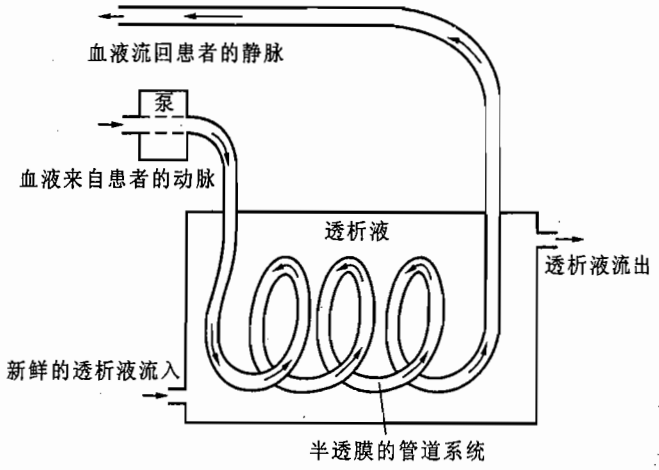


图 10.11 血液透析示意图(仿 DeWitt,1989)

肾移植是治疗严重肾衰竭的重要方法。肾移植是把健康的肾移植到患者体内来代替受损伤的肾。近年来,在血缘关系较近的家庭成员间的肾移植往往得到成功。

思考题

1. 试述人体是怎样通过反馈调节机制来维持体温的稳定的。
2. 为什么在高温环境中从事重体力劳动的工人常饮用含食盐 0.1% ~0.5% 的清凉饮料?
3. 大量饮水则引起大量排尿,不饮水或少饮水则尿量减少,试述其调节机制。
4. 在海上遇难的人为什么不能靠喝海水维持生命?

11 免疫系统与免疫功能

11.1 人体对抗感染的非特异性防卫
11.2 特异性反应(免疫应答)
11.3 免疫系统的功能异常

1796年詹纳大夫为儿童接种牛痘预防天花

一般说来,免疫(immunity)是指身体对抗病原体引起疾病的能力。这是一个复杂的问题。因为一方面有多种病原体可引起疾病,这些病原体包括病毒、细菌、原生动物、真菌等;另一方面人体内有多种因素有助于对抗疾病的侵袭。此外,免疫对癌症也可以起重要的预防和控制作用。免疫系统有时还可以产生对人体不利的作用,如攻击、侵犯我们自身而引起自身免疫病,对某些物质的过敏反应,以及对移植器官的过敏反应,等等。

人体对付病原体的侵袭有三道防线。第一道防线是体表的屏障,第二道防线是体内的非特异性反应,第三道防线是特异性反应,即免疫应答。

11.1 人体对抗感染的非特异性防卫

11.1.1 人体对抗病原体的第一道防线是体表的屏障

第一道防线包括身体表面的物理屏障和化学防御。通常病原体不能穿过皮肤和消化、呼吸、泌尿、生殖等管道的黏膜。皮肤的表面有一层死细胞(角质细胞),病原体不能在这种环境中生存,而且皮肤中的皮脂腺分泌的油脂也能抑制真菌和某些细菌。但在某种环境下,如鞋袜中脚趾间的环境,温暖、潮湿、黑暗,有利于真菌的生长繁殖,因此会长脚癣。当皮肤外表层破裂时,皮肤的深层也能抑制病原体的生长。不过糖尿病患者由于真皮中葡萄糖含量过高,抑制病原体的能力减弱,可以引起危险的感染。通常寄居在黏膜上的细菌能协助抑制病原体。它们或夺去病原体的营养物,或分泌代谢产物使环境不适合病原体生存。例如,生活在阴道表面的乳酸杆

菌分泌乳酸,使阴道中维持低 pH 环境,大多数细菌和真菌不适宜生存。当妇女使用抗生素治疗细菌感染时,有可能引发阴道炎。这是因为她使用的药物同时也杀死了阴道中的乳酸杆菌。在呼吸管道中,黏膜中含有的溶菌酶可以消灭多种细菌。在眼泪、唾液、胃液和肠液中也含有溶菌酶和其他的酶可以破坏细菌,保护身体。尿液以它的低 pH 和冲洗活动可使大多数病原体无法在尿道中生存。

11.1.2 体内的非特异性反应是人体对抗病原体的第二道防线

如果病原体突破体表屏障,某些白细胞和血浆蛋白便会产生反应以对付任何侵犯人体的病原体。由于这种反应不是专门针对某种特定的病原体,因此被称为非特异性反应。

1. 局灶性炎症反应

当皮肤破损后往往引起局灶性炎症反应(inflammatory response)。它有 4 种症状:疼痛、发红、肿胀和发热。当皮肤破损时,毛细血管和细胞被破坏,释放血管舒缓激肽。这种物质引发神经冲动,使人产生痛觉,同时还刺激肥大细胞释放组胺。组胺与舒缓激肽使受损伤部位的微动脉和毛细血管舒张、扩大,皮肤变红;使毛细血管的通透性升高,蛋白质和液体逸出,局部形成肿胀;同时局部体温升高,这可以加强白细胞的吞噬作用,减少侵入的微生物。

皮肤的任何破损都可能使病原微生物进入体内,引起中性白细胞和单核细胞迁移到受损伤的部位。中性白细胞和单核细胞都可以做变形运动,从毛细血管壁钻出,进入组织间隙。中性白细胞吞噬细菌,然后由其溶酶体中的水解酶将它们消化。单核细胞从血管进入组织后便分化成巨噬细胞(macrophage),可以吞噬上百个细菌和病毒。某些组织,特别是结缔组织,有常驻的巨噬细胞,它们吞噬衰老的血细胞、小块的死组织或其他的碎片。巨噬细胞还可以通过释放一种生长因子进入红骨髓,刺激白细胞的产生和释放。在克服感染时,一些中性白细胞死亡。这些白细胞和一些坏死组织、坏死细胞、死细菌和活的白细胞结合在一起形成脓液。脓液是一种黄色黏稠的液体。脓液的出现表示身体正在克服感染。

局灶性炎症如治疗不当会蔓延到全身,引起血液中白细胞计数增加、发热和全身不适等症状。

2. 补体系统

在人体血液中有一个复杂的具有酶活性的血浆蛋白系统,大约含 20 种蛋白质。这些蛋白质称为补体蛋白质(complement protein),这个蛋白质系统被称为补体系统,简称补体。

通过两种方式可以激活补体:一种方式是有的补体与已经结合在病原体上的抗体结合,另一种方式是有的补体与病原体表面的糖分子结合,这两种结合都可以使补体活化。如果少数补体蛋白分子被激活,它们又可以去激活其他的补体分子,形成级联反应,激活大量的补体分子。

这些已活化的补体分子可以起多方面的作用。某些补体蛋白质聚合在一起形成孔道复合体,嵌入病原体的细胞膜。胞外的离子和水通过孔道进入细胞,使病原体膨胀,破裂而死亡(图 11.1)。这些已活化的补体分子,包括已经裂解了的碎片,还能吸引巨噬细胞前来吞噬各种入侵的异物。

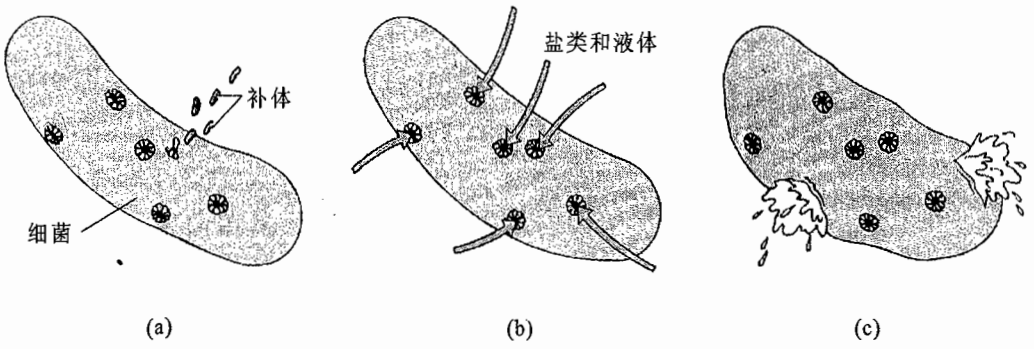


图 11.1 补体分子破坏细菌的图解 (a) 已活化补体分子嵌入细菌的细胞膜形成孔。(b) 盐类和液体经孔道进入细菌。(c) 细菌膨胀直至破裂(仿 Mader,1995)

另一些已活化的补体分子还可以直接附着在细菌的细胞壁上,增加细菌被吞噬的概率。

已活化的补体分子还可以刺激肥大细胞释放组胺,促进炎症反应。

活化的补体分子既可以杀死病原体,也可以破坏自身的正常细胞。但各种补体分子的寿命不长,而且血液中还有各种补体的抑制因子,抑制级联反应的各个环节,所以补体活动的区域一般仅局限在炎症病灶的周围,不会波及全身。

3. 干扰素

干扰素(interferon)是受病毒感染的细胞所产生的能抵抗病毒感染的一组蛋白质。产生干扰素是机体的一种保护性反应。侵入细胞的病毒激活干扰素基因,合成干扰素。干扰素并不直接杀死病毒,而是刺激自身和周围的细胞产生另一种能抑制病毒复制的蛋白质,从而抵抗感染。目前已知的干扰素有 α、β、γ 等 3 种类型。

有证据表明,干扰素有助于大多数病毒感染的痊愈。还有研究表明,干扰素可以防止和抑制恶性肿瘤细胞的生长。现在已用基因重组技术把编码干扰素蛋白的基因片段整合到酵母的基因中,然后大量培养酵母,从中提取干扰素。干扰素在控制普通感冒,治疗流感、带状疱疹、乙型肝炎以及某些恶性肿瘤等方面有疗效。

11.1.3 淋巴系统在抗感染时的决定性作用

淋巴系统包括分布广泛的各种淋巴管与淋巴器官(图 11.2)。

淋巴系统是一种单向运输系统,它的末端是毛细淋巴管(图 8.1)。身体的各部分都有丰富的毛细淋巴管,毛细淋巴管吸收从毛细血管扩散出来而又没有被吸收回去的体液。一旦组织液进入淋巴管就被称为淋巴液,也称淋巴。毛细淋巴管汇合成淋巴管,淋巴管汇合成胸导管(左淋巴导管)和右淋巴导管。胸导管比右淋巴导管粗大,它接受来自下肢、腹部、左上肢和头颈部左侧的淋巴,然后汇入左锁骨下静脉。右淋巴导管只接受右臂和头颈部右侧的淋巴,然后汇入右锁骨下静脉。左、右锁骨下静脉与上腔静脉汇合,进入心脏。大淋巴管的结构类似心血管系统的静脉,管内也有瓣膜,也只能向心脏方向开放。淋巴在淋巴管内的流动也靠骨骼肌的收缩。骨骼肌收缩时淋巴被挤过瓣膜,骨骼肌舒张时瓣膜关闭阻止淋巴回流。

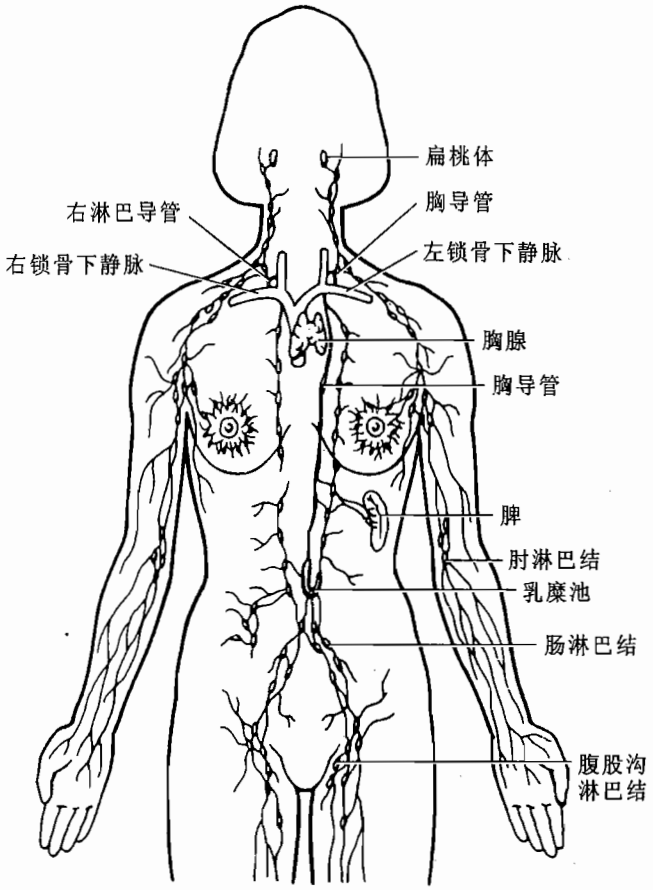


图 11.2 人体的淋巴系统(仿 Graaff,1994)

淋巴器官包括骨髓(bone marrow)、淋巴结(lymph node)、脾(spleen)和胸腺(thymus)。

红骨髓(red bone marrow)是各类血细胞的发源地。各种血细胞都是来源于骨髓中的干细胞。在儿童时,大部分骨骼中有红骨髓,而成人则只有头骨、胸骨、肋骨、锁骨、骨盆和脊柱中还存在红骨髓。

淋巴结呈卵形或圆形结构,直径 1 ~ 25 mm,沿淋巴管分布。淋巴结的外周为结缔组织构成的囊,内部又被结缔组织分隔成小结(图 11.3)。每个淋巴小结都有一个充满淋巴细胞和巨噬细胞的窦。当淋巴流经窦时巨噬细胞清除其中的细菌和细胞碎片。

脾位于腹腔左上方的膈下,其结构与淋巴结相似,也有净化经过脾的血液的功能。

胸腺位于胸骨之后的胸腔上部。胸腺在儿童期比较大,青春发育期最大,成年后逐渐缩小。胸腺也被结缔组织分成小结,T 淋巴细胞在这些小结中成熟。胸腺分泌胸腺素(thymosin),它能将前 T 淋巴细胞诱导

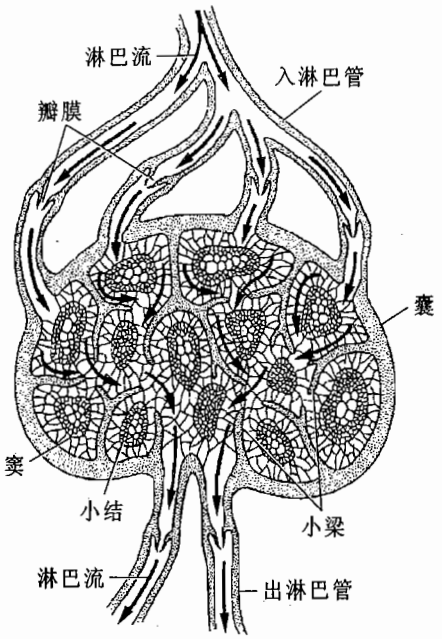


图 11.3 淋巴结的结构(仿 DeWitt,1989)

成熟为 T 淋巴细胞。

淋巴系统与循环系统密切配合,具有三方面的功能:首先,淋巴管将细胞间隙中多余的组织液转运回血液循环中;其次,在肠绒毛中的毛细淋巴管吸收脂肪,并将它们转运到血液循环中;其三,淋巴中含有大量免疫活性细胞,在身体对抗感染中起决定性的作用。

11.2 特异性反应(免疫应答)

11.2.1 特异性免疫的作用

如果入侵者突破了身体的第一、二道防线,第三道防线就会发挥作用。这道防线是针对特定病原体发生的特异性反应,即免疫应答(immune response)。

当病原体进入体内后,由于它们含有特异性化学物质(蛋白质、大分子多糖、黏多糖等),引起体内产生针对这些特异性化学物质的特异性免疫应答。这些可以使机体产生特异性免疫应答的物质称为抗原(antigen)。

特异性免疫应答分为两大类:细胞介导的免疫应答(cell-mediated response)——细胞免疫(cellular immunity)和抗体介导的免疫应答(antibody-mediated response)——体液免疫(humoral immunity)。

白细胞中的淋巴细胞在特异性免疫应答中起着重要的作用。淋巴细胞从功能上又分为 T 淋巴细胞和 B 淋巴细胞。T 淋巴细胞与细胞免疫有关。B 淋巴细胞与体液免疫有关。这两类淋巴细胞都起源于骨髓中的淋巴干细胞。一部分淋巴干细胞在发育过程中先进入胸腺,在此分化增殖,发育成熟。这种淋巴细胞称为 T 淋巴细胞(T-lymphocyte)。另一部分淋巴干细胞,在鸟类则是先在腔上囊(bursa of fabricius)发育成熟。因此,这类淋巴细胞称为 B 淋巴细胞(B-lymphocyte)。哺乳动物的 B 淋巴细胞在何处发育成熟还有不同的意见,可能就是在骨髓中发育成熟的。

免疫应答有两个特点:一是免疫学上的特殊性。淋巴细胞识别并清除特定的病原体。二是免疫学上的记忆。在与一种病原体发生一次对抗之后,淋巴系统会产生一些淋巴细胞并保留下来,称为记忆淋巴细胞,一旦相同的病原体重新入侵,这些保留下来的记忆淋巴细胞便快速地发起攻击,将它们清除掉。

11.2.2 淋巴细胞如何识别入侵者

人体所有细胞的细胞膜上都有各种不同的蛋白质,其中就包括主要组织相容性复合体(major histocompatibility complex,MHC)的分子标志。这个标志是每一个人特有的身份标签。这种主要组织相容性复合体在胚胎发育中产生,所有的身体细胞上都存在。除了同卵双胞胎以外,没有两个人有相同的 MHC 标志。每一个人的白细胞都认识这些自身的身份标签,在正常情况下不会攻击带有这些标签的自身细胞。病毒、细菌和其他的致病因子在它们的表面也带有表明它们特殊身份的分子标志。当一个入侵者所携带的与被入侵者不同的分子标志,即"非我"标志被识别后,B 淋巴细胞和 T 淋巴细胞受到刺激,开始反复分裂,形成巨大的数量。同时分化成不同的群体,以不同的方式对入侵者作出反应。一部分成为效应细胞(effector cells)与入侵者作战并歼灭之。另一部分分化成为记忆细胞(memory cells)进入静止期,留待以后对同一病原体的再次入侵作出快速而猛烈的反应。

由此可见免疫应答的特殊性与记忆包括 3 个事件:首先,对一个入侵者的标志的特异识别(recognition);其次,细胞反复分裂以产生巨大数量的淋巴细胞群体;再次,淋巴细胞分化成特化的效应细胞群和记忆细胞群(图 11.4)。

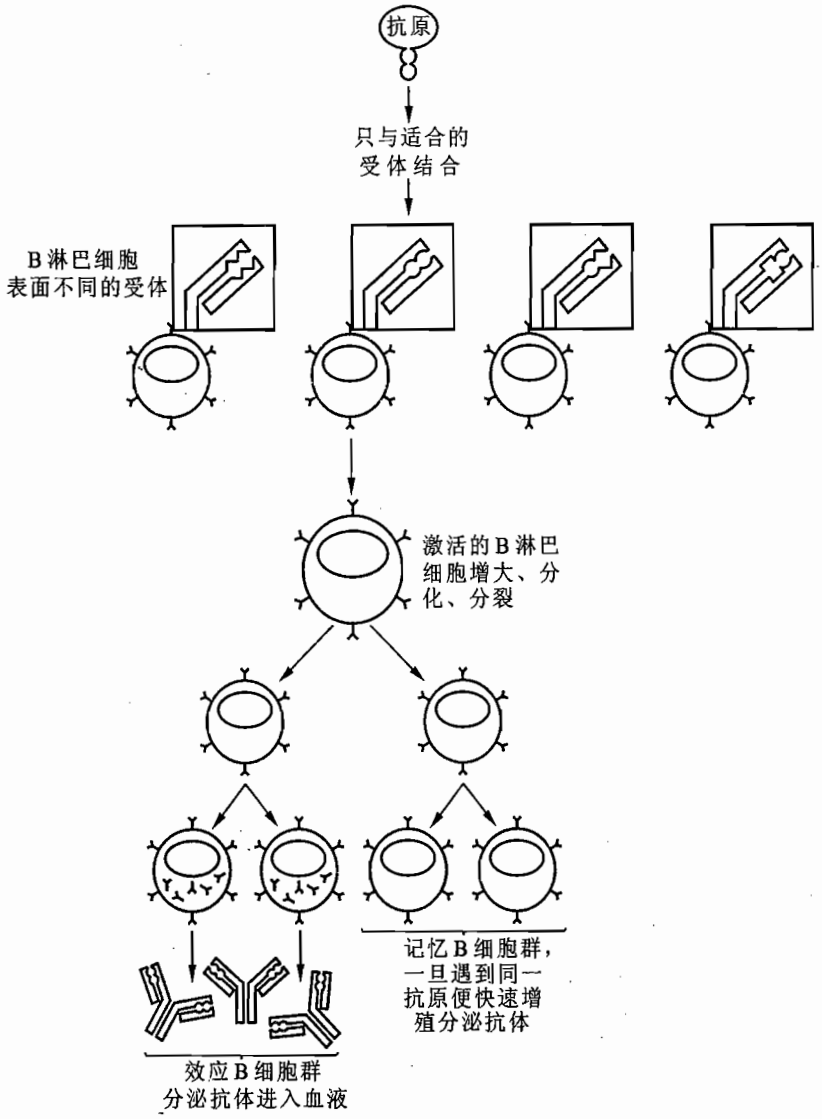


图 11.4 免疫应答的特异性与记忆(仿 DeWitt,1989)

任何一个引发产生大量淋巴细胞的"非我"标志就是抗原。大多数的抗原是位于病原体和肿瘤细胞上的蛋白质分子,每一种抗原都有独特的三维形式。淋巴细胞则带有能与这种形式的分子相结合的受体分子。这便是淋巴细胞如何识别它们的目标的原因。

当病原体侵入体内发生感染时,巨噬细胞便会吞噬入侵的病原体,将它们消化。病原体(如细菌)被消化,其上的抗原分子被降解成为多肽,然后与巨噬细胞的 MHC 蛋白质结合形成抗原-MHC 复合体。这种复合体移动到细胞的表面,呈递出来。这些巨噬细胞膜上的抗原-MHC 复合体一旦与人体中已经存在的淋巴细胞上的相应的受体结合便会在其他因素的辅助下促使淋巴细胞分裂,产生大量的淋巴细胞,启动免疫应答。

11.2.3 人体内数以百万计的抗原受体是怎样产生的

在我们身体周围有无数抗原,淋巴细胞为什么在抗原未侵入前就已具有数以百万计的不同的抗原受体来对付这类威胁呢?

现在的免疫理论认为这是由于淋巴细胞内有关的基因随机重新组合的结果。一个人的全部 T 淋巴细胞和 B 淋巴细胞的基因都是相同的,其中包括为抗原受体编码的基因。但是在细胞成熟过程中,由于抗原受体编码的基因中的不同部分随机地移动(重新组合),可以造成数以百万计的重排。对于一个 T 细胞或一个 B 细胞,这种随机重排的过程只产生一种基因,它编码出一个抗原受体,这个受体只能识别一个抗原。但一

个人就会有10^{10}以上不同抗原受体的淋巴细胞。当一种抗原入侵时,只有一种基因型的淋巴细胞的受体能识别入侵抗原的“非我”标志的特定结构,并与之结合。这种淋巴细胞被激活后产生一个免疫学上同一的克隆(克隆就是遗传学上相同的细胞群体)来对抗这种抗原。这便是免疫学上的特异性的分子和细胞基础。

在一次对付一种抗原的免疫应答中并不是全部克隆出来的T淋巴细胞和B淋巴细胞都消耗干净,而是有一部分保留在血液循环中成为记忆细胞。以后一旦遇到同一抗原,这些记忆细胞便会更快速更大规模地增殖,作出强有力的反应。

11.2.4 细胞介导的免疫应答

如前所述免疫应答分两类:细胞介导的免疫应答(细胞免疫)和抗体介导的免疫应答(体液免疫)。细胞介导的免疫应答直接对抗被病原体感染的细胞和癌细胞,也对抗移植器官的异体细胞。

成熟的T淋巴细胞分成不同的群体,其中有成熟的辅助性T淋巴细胞(helper T cell),还有成熟的细胞毒性T淋巴细胞(cytotoxic T cell)。成熟的T淋巴细胞都有对应于一种特定的抗原的受体。这些细胞成熟后离开胸腺进入血液循环之中。每一个成熟的T淋巴细胞只带有对应于一种抗原的受体。如果没有遇到这种抗原,这个T淋巴细胞就处于不活动状态。这些T细胞对自身细胞上的MHC标志不发生反应。当它遇到与它的受体相适应的抗原(包括病原体细胞表面抗原、异体组织细胞表面标志的MHC和被感染的自身细胞的病原体抗原),而且是呈递在抗原-MHC复合体上时,这个T细胞便会受到刺激,开始分裂,形成一个克隆。这个T细胞的后代分化为效应细胞群和记忆细胞群,每一个细胞都具有相对应于这种抗原的受体(图11.5)。

在血液循环中,活化的辅助性T淋巴细胞可分泌多种蛋白质,包括白细胞介素-2,可促进淋巴细胞的增殖与分化。活化的细胞毒性T淋巴细胞识别嵌有抗原-MHC复合体的细胞(包括已被感染的身体细胞或癌细胞)并消灭之。它们首先分泌穿孔蛋白(perforins)在靶细胞膜上形成孔道,还分泌毒素进入细胞扰乱细胞器和DNA,然后放开这个细胞再攻击另一个细胞。

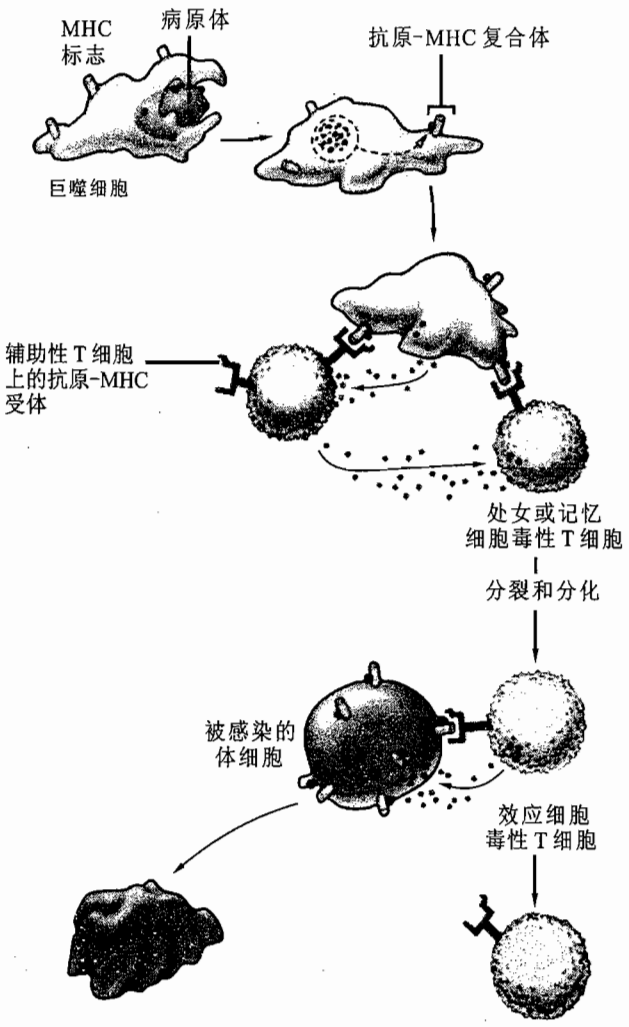


图11.5 细胞介导的免疫应答(仿Starr,1995)

11.2.5 抗体介导的免疫应答

成熟的B淋巴细胞合成能与特定抗原结合的受体分子,也就是结合在B淋巴细胞膜上的相对应的抗体分子(antibody)。所有的抗体分子都是蛋白质,但每一种抗体分子的结合位点只能与一种抗原匹配。抗体分子的基本结构是Y形,两臂上有同样的结合位点。图11.6表示抗体的Y形结构。这是由4条多肽链构成的。两条重链形成Y形的基本架构,两条轻链由二硫键分别连接在两条重链上。轻链和重链都有各种抗体分子都相同的恒定区。但它们还有可变区,是与相应抗原结合的位点。在可变区的氨基酸序列中具有每种抗体分子所有的独特构型。抗原的结构和形状适应于结合位点的构造和形状。

成熟的B淋巴细胞的抗体分子在合成后便移到

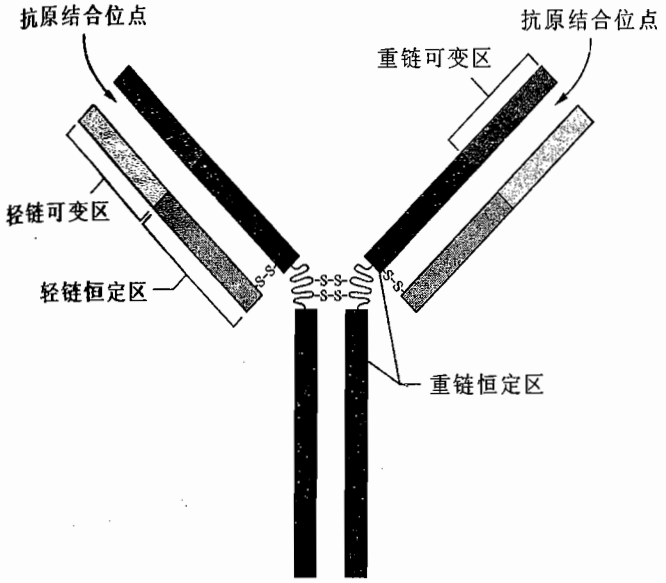


图 11.6 抗体(仿 Starr,1995)

细胞膜上。每个抗体分子的尾部嵌入脂双层中,而两臂则伸在外面。成熟的 B 淋巴细胞在血液中循环流动。当它的受体分子两臂遇到相应的抗原并将它锁定在结合位点后,这个 B 淋巴细胞便被致敏了,准备开始分裂。但还需要另外一些适当的信号,它才会分裂。这些信号来自一个已经被抗原-MHC 复合体活化了的辅助性 T 淋巴细胞。活化的 T 细胞分泌白细胞介素-2,促进致敏 B 淋巴细胞分裂。反复分裂形成的 B 细胞克隆分化为效应 B 细胞和记忆 B 细胞。效应 B 细胞(又称浆细胞)产生和分泌大量的抗体分子,分布到血液和组织液中。当抗体分子与抗原结合后,它便给这个病原体加上标签以便巨噬细胞和补体蛋白质来消灭它(见前)。抗体介导的免疫应答的主要目标是细胞外的病原体和毒素,不能与在寄主细胞中的病原体和毒素结合。当这些病原体和毒素在组织和体液中自由地循环流动时,抗体与这类细胞外的病原体和毒素结合,致使病毒一类的抗原失去进入寄主细胞的能力,使一些细菌产生的毒素被中和而失效,还可使一些抗原(如可溶的蛋白质)凝聚而被巨噬细胞吞噬(图 11.7)。

在一次免疫应答中产生的抗体不会全部用完。各种各样的抗体在血液中循环流动。因此检查血液中的某一种抗体便可确定一个人是否曾经受到某种特定的病原体的侵袭,例如引发肝炎或艾滋病的病毒的侵袭。

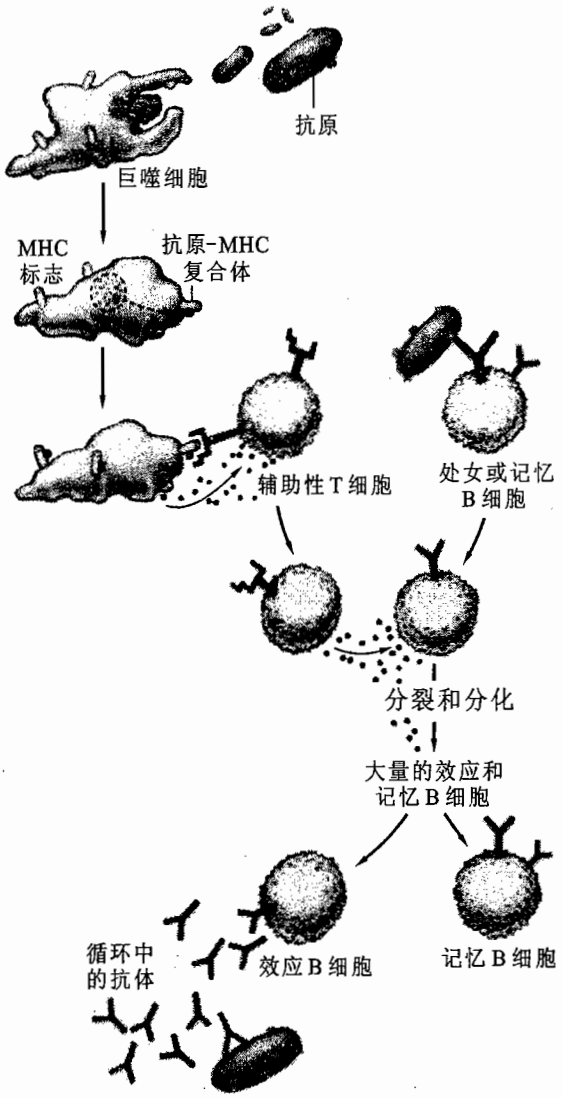


图 11.7 抗体介导的免疫应答(仿 Starr,1995)

11.2.6 免疫应答在身体的哪些部位进行

病原体入侵体内后,免疫应答首先在免疫器官中进行。这些器官包括扁桃体和广泛分布的淋巴结。淋巴结多在呼吸、消化、生殖系统的黏膜下。这样的位置便于抗原呈递细胞(如巨噬细胞)、淋巴细胞拦截刚刚突破体表屏障的入侵者。病原体侵入组织液后,随组织液进入淋巴管,沿淋巴管流经淋巴结。病原体进入淋巴结便会遇到巨噬细胞一类抗原呈递细胞将它们吞噬,呈递出抗原标志。这便引发淋巴细胞分裂,产生效应细胞群和记忆细胞群。效应细胞群通过淋巴结进入血液循环再到全身,以细胞免疫或体液免疫的方式对抗病原体。

11.2.7 免疫接种帮助人类战胜许多严重的传染性疾病

免疫接种(immunization)或接种疫苗(vaccination)是以诱发机体免疫应答为目的接种疫苗以预防某种传染性疾病。在历史上最早可以追溯到宋真宗时(998—1022)我国发明的为预防天花而将天花痂皮粉吹到儿童鼻孔中的"种痘法"。18 世纪英国医生詹纳(E. Jenner,1749—1823)(章前插图)用接种牛痘来预防天花。牛痘病毒能在人体内诱发出抵抗天花病毒的免疫力。19 世纪法国科学家巴斯德(L. Pasteur,1822—1895)(图11.8)证明了微生物能引发疾病,发明了灭活和减毒的疫苗(vaccine)用来预防传染病。他最辉煌的成就是用接种疫苗成功地预防了人的狂犬病。现有的疫苗有 3 种类型:① 灭活的微生物,如将百日咳博代氏杆菌灭活后制备的百日咳疫苗,丙酮灭活的伤寒沙门菌制备的伤寒疫苗;② 分离的微生物成分或其产物做疫苗,如链球菌脂多糖预防链球菌性肺炎;③ 减毒的微生物,例如口服的脊髓灰质炎病毒疫苗。这 3 类疫苗通过注射或口服进入体内,使体内产生初次免疫应答,再次接种则引发两次免疫应答。两次或更多次数的接种可以使机体产生更多的效应细胞和记忆细胞,提供对相关疾病的长期保护。这种免疫方式称为主动免疫。

图 11.8 巴斯德(引自 Newman,1924)

另一种免疫方式是被动免疫,通过接受针对某种病原体的抗体(抗血清)而获得免疫力。例如,马匹多次接种破伤风菌后,其血清内产生大量的抗破伤风的抗体,可以用来医治破伤风菌感染者。被动免疫效果持续期不长,因为没有自己的 B 淋巴细胞的记忆细胞,但作用快,接种后立即起作用。这种免疫方式通常用于帮助已经感染某种病原体,如白喉、破伤风、麻疹和乙型肝炎等的人们。由于它们是异体血清(蛋白质),能诱发过敏反应,使用时须慎重。

11.2.8 单克隆抗体是实验室和临床中的强有力的工具

1975 年研制成功的单克隆抗体(monoclonal antibody)技术是免疫技术发展中的里程碑。以前虽然能激活 B 淋巴细胞产生特异性的抗体,但对这些 B 淋巴细胞却无法进行人工培养。以前也知道从多发性骨髓瘤分离出的 B 淋巴细胞可以人工培养并传代,却不能选定它产生的抗体类型。后来用细胞杂交技术将二者结合才可以人工培养出特异性抗体。在人工培养的条件下促使鼠的骨髓瘤细胞(浆细胞的肿瘤细胞)与同系动物的经过用特定抗原免疫的 B 淋巴细胞(从脾中取得)融合成一种杂交瘤细胞。这种杂交瘤细胞不仅能无限制地分裂生长,经过筛选,还能产生出人们所需要的特定的抗体(图 11.9)。用杂交瘤产生单克隆抗体的方法特异性强,产量高,在医学中广泛应用。单克隆抗体可以用来做家庭妊娠检查,检查前列腺癌和某些性传播疾病。单克隆抗体也有可能用于癌症治疗,因为它能区分癌细胞与正常细胞,让它与放射性元素或毒剂结合直接破坏癌细胞。还可以用这种技术大量生产所需要的抗体。

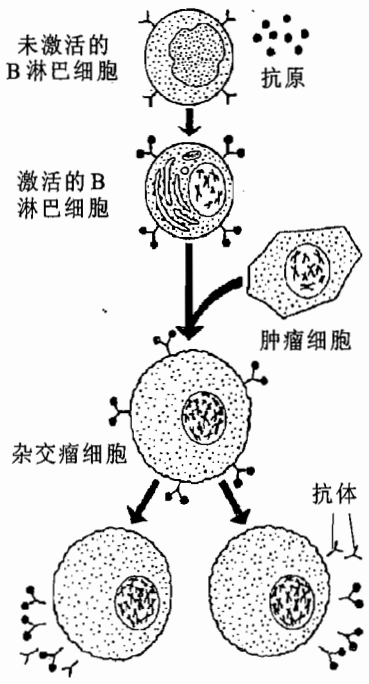


图 11.9 单克隆技术图解(仿 Mader,1995)

11.3 免疫系统的功能异常

11.3.1 免疫系统的过度反应

免疫应答的作用是清除突破身体屏障侵入体内的病原体。然而对外来抗原的异常免疫应答和在特殊情况下对某些自身组织发生的免疫应答都可以产生疾病。

1. 过敏反应(变态反应)

一些人对某种无害的物质,如花粉、某些食物、某些药物、螨虫、蘑菇孢子、昆虫的毒液、灰尘及化妆品等产生强烈的免疫应答。这种情况就称为过敏反应或变态反应(allergy)。能引发过敏反应的物质称为致敏原(allergens)。过敏反应分速发型与迟发型两类。速发型过敏反应可在接触致敏原几分钟后开始,如青霉素、蜂毒等引起的过敏反应。这种反应强烈,如不及时治疗可以导致死亡。

引起速发型过敏反应的原因是致敏原进入体内引起特异性抗体(IgE)大量合成。这些抗体与肥大细胞等结合。当这些细胞再次与抗原结合时便会释放组胺一类的细胞产物。这些物质有强烈的舒张血管、收缩平滑肌等作用,可以导致皮肤红肿、哮喘、流鼻涕、黏膜水肿等症状,严重的可以出现过敏性休克。用抗组胺类药物治疗,可以暂时缓解症状。脱敏方法有一定的效果,即找到引起过敏反应的致敏原,在一定时间内逐渐加大患者对致敏原的接触量,直到不再出现过敏反应为止。

2. 自身免疫病

在正常情况下人体免疫系统可以识别"自我"与"非我",不攻击自身的细胞。但在某种情况下,患者的抗体和T淋巴细胞攻击自身的组织,这便是自身免疫病(autoimmune disease)。造成这种状况的原因还不清楚。自身免疫病可分为两类:器官特异性自身免疫病和系统性自身免疫病。器官特异性自身免疫病的自身抗体只攻击某一器官,如突眼性甲状腺肿中的甲状腺TSH受体,重症肌无力中肌肉的乙酰胆碱受体,胰岛素依赖性糖尿病中的胰岛细胞等。系统性自身免疫病则波及全身。例如系统性红斑狼疮,表现为原因不明的全身性血管炎,面部有蝴蝶样红斑并因日照而加重,多见于年轻妇女(15~35岁)。又如类风湿性关节炎,表现为指关节和腕关节痛、肿、僵直,可波及踝、膝、肘关节。女性的发病率为男性的3倍。

11.3.2 免疫系统功能减退

先天性的免疫缺陷病(immune deficiency)是与生俱来的。婴儿缺乏B淋巴细胞或T淋巴细胞,对异物缺乏免疫应答能力,很容易因感染病原体而致病,甚至死亡。

还有后天获得的免疫缺陷病。艾滋病就是由感染人类免疫缺陷病毒所引起的严重的免疫缺陷病,这将在第16章讨论。

思考题

1. 免疫系统怎样识别侵入身体的病原体?
2. 试述T淋巴细胞在细胞免疫和体液免疫中的作用。
3. 何谓免疫系统的"记忆"?
4. 如何确定患者是否感染过某种传染病?
5. 为什么免疫接种可以预防传染病?你接种过哪些疫苗?

12 内分泌系统与体液调节

12.1 体液调节的性质
12.2 脊椎动物的体液调节
12.3 激素与稳态

胰岛素的发现者——班廷(右)和贝斯特

人和动物的各个器官和各个系统的活动如何互相配合,协调一致,以及人和动物作为一个整体如何适应外部环境的变化,这是保证生存和发展所必须解决的问题。神经系统在体内各部分活动的配合、协调以及机体对外界环境的适应中起着很重要的,甚至是决定性的作用。但是内分泌系统分泌的激素也起着重要的、不可缺少的作用。内分泌系统与神经系统配合将机体各部分的活动协调成为一个整体。

12.1 体液调节的性质

12.1.1 激素的作用

内分泌系统包括分散在体内的一些无管腺和细胞。这些特定的器官或细胞在特定的刺激(神经的或体液的)作用下分泌某种特异性物质到体液中。这些物质称为激素(hormone)。激素在血液中的浓度很低,它们作用于特定的靶器官,产生特定的效应。它们只调节特定过程的速率,并不向组织提供能量或物质,也就是只提供调节组织活动的信息,也可以说它们是"信息载体"。激素这类化学物质与酶不同,它们只能对复杂的细胞结构起作用,不能在破坏了细胞结构的组织匀浆中发挥作用。激素是由细胞分泌到体液中的,有别于另外一些腺体通过管道将某些物质分泌到体外。

因此，这类分泌称为内分泌(endocrine)。由于激素是通过体液的传送而发挥调节作用，所以这种调节又称体液调节。与神经调节相比，体液调节反应比较缓慢，作用的持续时间比较长，作用的范围比较广泛。

激素的作用有以下5个方面：

(1) 维持稳态；

(2) 促进生长与发育；

(3) 促进生殖活动；

(4) 调节能量转换；

(5) 调节行为。

12.1.2 激素作用的机制

各种激素，根据它们的化学结构可以分为几种类型：

(1) 蛋白质类　包括胰高血糖素、胰岛素、促肾上腺皮质激素、促甲状腺激素、生长激素、胸腺素、绒毛膜促性腺激素等；

(2) 多肽类　包括催产素、抗利尿激素(又称血管升压素)；

(3) 氨基酸衍生物　如甲状腺素、肾上腺素、去甲肾上腺素等；

(4) 类固醇　如肾上腺皮质类固醇、雄激素、雌激素等；

以上4类又可归并为两大类，一是含氮的激素，包括蛋白质、多肽、氨基酸衍生物；另一类是类固醇激素(steroid hormone)。这两类激素不但化学结构不同，而且作用机制也不相同。

萨瑟兰(E. W. Sutherland，1924—1974)1965年提出第二信使假说(second messenger hypothesis)来解释含氮激素的作用机制。这种假说认为，神经递质或激素把某种信息由分泌细胞带到靶细胞，这些物质是“第一信使”。含氮激素到达靶细胞后，并不进入细胞内部，而是与细胞膜表面特异的受体结合。这种结合引起受体结构上的变化，这种变化又引起与受体分子紧密连接的腺苷酸环化酶(adenyl cyclase)变构而激活。腺苷酸环化酶一面与受体连接，另一面又对着细胞质。腺苷酸环化酶被激活后催化ATP转化成环腺苷酸(cAMP)，cAMP再刺激或抑制靶细胞中特有的酶或反应过程，使靶细胞所特有的代谢活动发生变化，表现为含氮激素所引起的各种生理效应。cAMP起了把“第一信使”带来的信息传递到细胞内的作用。因此把细胞内的cAMP称为“第二信使”(图12.1)。细胞内还有磷酸二酯酶(phosphodiesterase，PDE)使cAMP转化为无活性的5′-AMP。

按照第二信使假说，多种激素的第二信使都是cAMP，激素作用的特异性又如何实现呢？不同种类的细胞有不同的受体，甲状腺细胞的受体只能结合促甲状腺激素(TSH)，肾上腺皮质细胞的受体只能结合促

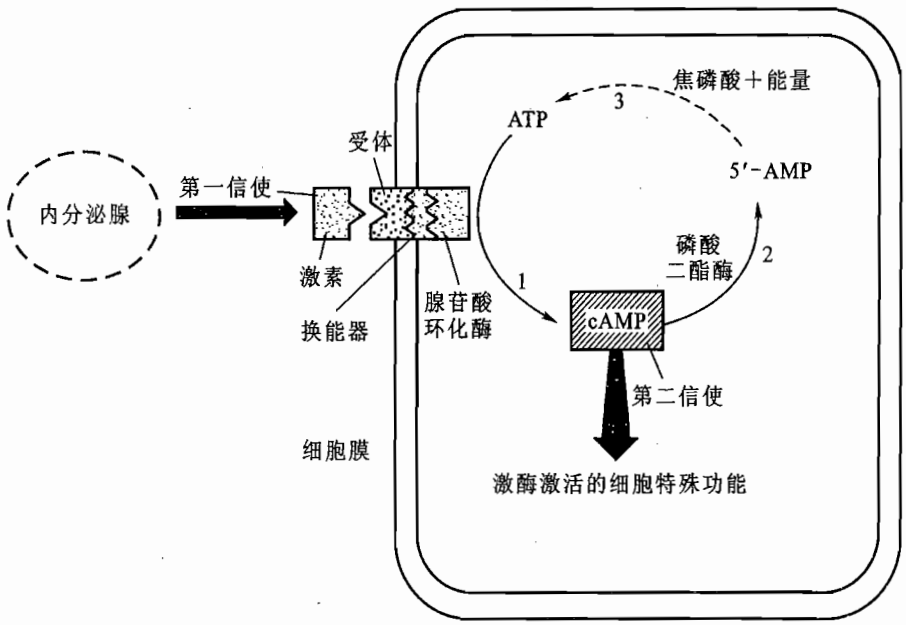


图12.1 “第一信使”和“第二信使”

肾上腺皮质激素(ACTH)。所以 TSH 和 ACTH 虽然都能使细胞产生 cAMP,但 TSH 只能使甲状腺细胞发生反应而不能使肾上腺皮质细胞发生反应。ACTH 也只能使肾上腺皮质细胞发生反应而不能使甲状腺细胞发生反应。有些细胞能接受多种激素的刺激,对多种激素发生反应,这是由于这类细胞膜上有多种受体,分别与相应激素结合而发生作用。

类固醇激素作用的机制与含氮激素的不同(图 12.2)。这类激素都是小分子,能扩散进入细胞,它们进入非靶细胞后不发生相互结合的反应(图 12.2a)。激素进入靶细胞先与细胞质中特异的受体分子(二聚体)结合,形成"激素-受体复合物"(图 12.2b)。这种有活性的二聚体的复合物在一定的条件下(如适宜的温度)穿过核膜进入核内,与染色质上的一种酸性蛋白相互作用,促进按 DNA 样板转录成信使核糖核酸(mRNA)的过程(图 12.2c)。mRNA 扩散出核膜,进入细胞质,导致某种蛋白质(酶)的合成,从而引起这种激素的生理效应(图 12.2d)。

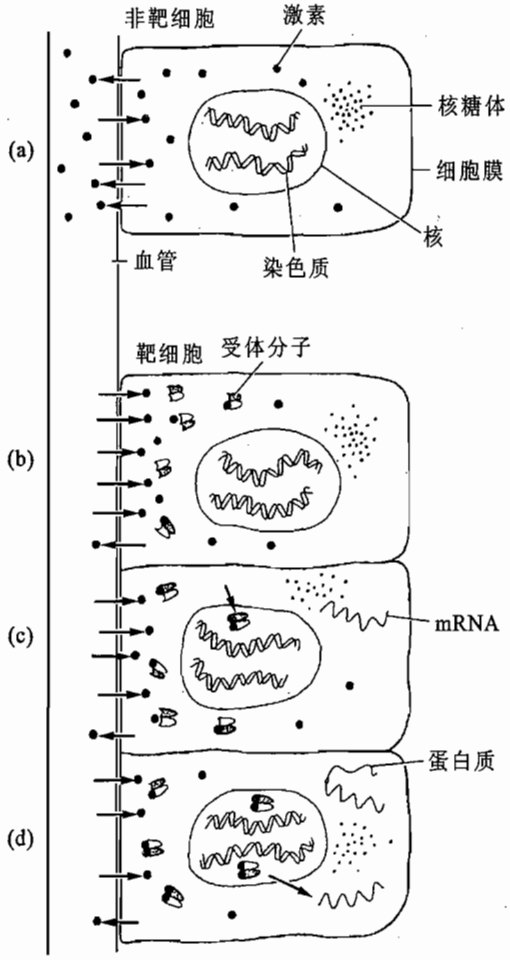


图 12.2 类固醇激素作用机制图解

12.2 脊椎动物的体液调节

12.2.1 脊椎动物的内分泌系统

脊椎动物的内分泌系统以鸟类和哺乳类的发展程度最高。现以人类的内分泌系统为例加以说明。

人体内分泌系统包括多种腺体和组织,其中有的内分泌细胞比较集中形成内分泌腺,如垂体(pituitary body)、甲状腺(thyroid gland)、甲状旁腺(parathyroid gland)、肾上腺(adrenal gland)和性腺(gonad 又称生殖腺)(图 12.3);有的比较分散,如胃、肠中的内分泌细胞;有的是兼有内分泌的作用,如下丘脑(hypothalamus)的神经细胞、胎盘组织等。由此可见内分泌细胞不只是存在于内分泌腺内。

12.2.2 内分泌系统与神经系统的联系

人和动物体内的神经系统与内分泌系统两大调节

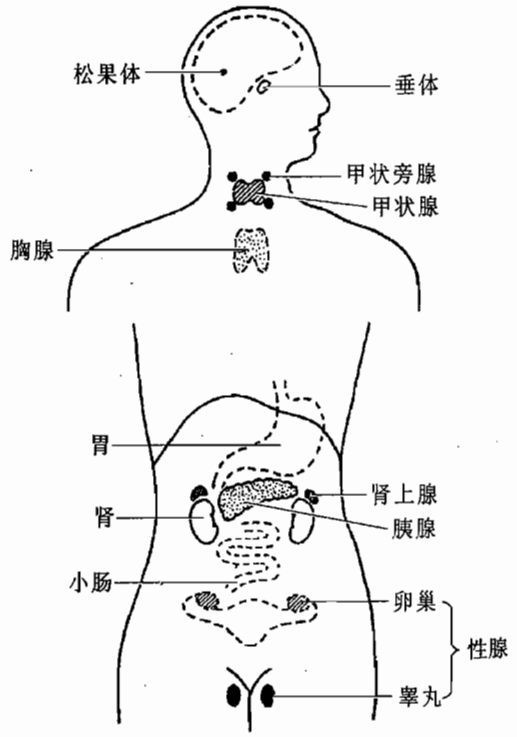


图 12.3 人体的内分泌系统

系统之间有无联系,以及如何联系是一个重要的问题。20 世纪 40 年代,根据多方面的资料,哈里斯(G. W. Harris)提出了下丘脑调节腺垂体(图 12.4)的神经-体液学说:各种外界刺激引起的传入冲动作用于下丘脑

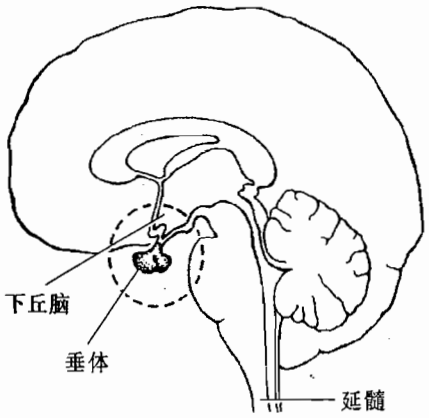


图 12.4 垂体的位置 图中的垂体被放大了(仿 Eckert,1983)

的神经分泌细胞。这些神经元的末梢终止于正中隆起的下丘脑-垂体门脉的初级毛细血管网。当下丘脑神经分泌细胞兴奋时末梢释放的调节腺垂体的体液传递因子进入毛细血管,由门脉血流运到腺垂体去促进或抑制腺垂体分泌相应的激素(图 12.5)。这一学说第一次有根据地将神经与内分泌两个调节系统的功能统一起来,受到很大的重视。但这一学说要得到最后的证实还必须得到下丘脑神经元所分泌的调节腺垂体活动的体液传递因子。

经过生理学家几十年的努力,终于证明了下丘脑的神经分泌细胞分泌多种下丘脑调节激素(表 12-1)。这些激素经下丘脑-垂体门脉到达腺垂体,调节控制腺垂体的激素分泌。腺垂体分泌的促激素又调节控制有关靶腺体的激素分泌。下丘脑-腺垂体-靶腺体形成了一个神经内分泌系统。在这个系统中不仅有从下丘脑到腺垂体再到靶腺体的从上而下的垂直控制,还有从靶腺体到腺垂体再到下丘脑的反馈控制。

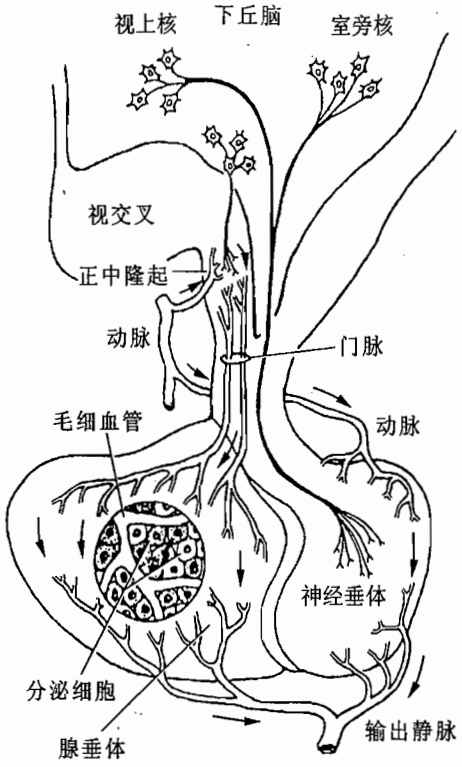


图 12.5 下丘脑-垂体门脉系统(仿 Eckert,1983)

表 12-1 下丘脑释放的调节激素

激素	靶组织	主要作用	调节
促肾上腺皮质激素释放激素	腺垂体	刺激促肾上腺皮质激素释放	应激刺激增加分泌;促肾上腺皮质激素抑制分泌
促甲状腺素释放激素	腺垂体	刺激促甲状腺素释放	低体温引起分泌;甲状腺素抑制分泌
促性腺激素释放激素	腺垂体	刺激促卵泡激素和黄体生成素释放	雄激素(男)或雌激素(女)浓度降低刺激分泌;促性腺激素浓度升高抑制分泌;有关的神经冲动传入刺激分泌
生长激素释放激素	腺垂体	刺激生长激素释放	低血糖刺激分泌
生长激素释放抑制激素	腺垂体	抑制生长激素释放	运动引起激素分泌,在组织中很快失活
催乳素释放抑制激素	腺垂体	抑制催乳素释放	高水平的催乳素增加分泌,哺乳的神经刺激抑制分泌
促黑激素释放抑制激素	腺垂体	抑制黑素细胞刺激素释放	褪黑激素抑制分泌

12.2.3 垂体的内分泌功能

垂体位于脑的下部,因此也称为脑下垂体(图 12.4)。成人的垂体重约 0.6 g,大小如豌豆,由腺垂体(adenohypophysis)和神经垂体(neurohypophysis)两部分组成。腺垂体起源于胚胎发育期中的上皮组织,神经垂体起源于胚胎发育期中的神经组织。

垂体在内分泌系统中占有重要的位置,是人和脊椎动物的主要内分泌腺,因为它不仅有重要的独立的作用,而且还分泌几种激素分别支配性腺、肾上腺皮质和甲状腺的活动。垂体的活动受到下丘脑的调节,下丘脑通过对垂体活动的调节来影响其他内分泌腺的活动。因此下丘脑与垂体的功能联系是神经系统与内分泌系统联系的重要环节。

1. 神经垂体的作用

神经垂体释放两种激素:抗利尿激素(又称血管升压素)和催产素(oxytocin,OT)。这两种激素都是八肽,是在下丘脑的神经细胞中合成的,视上核合成抗利尿素,室旁核合成催产素。这些神经细胞的纤维一直延伸到神经垂体(图 12.5)。

抗利尿激素的主要作用是调节人体内的水平衡,它促进水在肾集合管的重吸收,使尿量减少,这就是抗利尿作用。这方面的作用已在第 10 章中讨论过。它还可以引起体内各部分微动脉上的平滑肌收缩,有升压作用,所以又称血管升压素。

催产素有强大的刺激子宫平滑肌收缩的作用。它还作用于乳腺泡周围的类似平滑肌的肌上皮细胞,使之收缩,将乳汁挤出。

2. 腺垂体的作用

腺垂体的作用比较广泛,至少产生下列 7 种激素:① 促肾上腺皮质激素(adrenocorticotropic hormone,ACTH),② 促甲状腺激素(thyroid-stimulating hormone,TSH),③ 促卵泡激素(follicle-stimulating hormone,FSH),④ 黄体生成素(luteinizing hormone,LH),⑤ 催乳素(prolactin,PRL),⑥ 生长激素(growth hormone,GH;somatotropin),⑦ 促黑激素(melanocyte-stimulating hormone,MSH)。这些激素是多肽或蛋白质类激素。

(1) 促激素 上述的前 4 种激素(ACTH、TSH、FSH、LH)作用于其他的内分泌腺,产生广泛的影响,这 4 种激素又统称"促激素"(trophic hormone)。促卵泡激素、黄体生成素又统称为促性腺激素(gonadotropin)。这些促激素是它们所作用的靶腺体的形态发育和维持正常功能所必需的,而且还刺激这些腺体的激素形成和分泌。

(2) 生长激素 生长激素是单链蛋白质,人类的生长激素由 191 个氨基酸组成,相对分子质量为 21 500。生长激素有种的差异,除灵长类的生长激素外,其他脊椎动物的生长激素对人不起作用。

生长激素促进蛋白质合成,刺激细胞生长,包括细胞增大与数量增多。它对肌肉的增生和软骨的形成与钙化有特别重要的作用。

人幼年时缺乏生长激素将患侏儒症,生长激素分泌过多则将患巨人症。侏儒症患者身材矮小,但智力发育正常,与呆小症患者智力低下不同。成年人如生长激素分泌过多,由于长骨骨骺已经钙化不能再生长,只能使软骨成分较多的下颚骨、手足肢端骨等生长异常,形成肢端肥大症。对于生长激素分泌不足可能导致垂体侏儒症的儿童及早用生长激素治疗,效果很好。现在已能用基因重组技术人工合成人的生长激素。

(3) 催乳素 催乳素最重要的功能是催乳作用。在妊娠期间,在高水平的雌激素、孕激素和催乳素的共同作用下,乳腺腺泡充分发育。催乳素促进乳汁主要成分酪蛋白、乳糖和脂肪的合成。

12.3 激素与稳态

12.3.1 甲状腺调节发育与代谢

人的甲状腺分为两叶,紧贴在气管上端甲状软骨的两侧(图 12.6)。

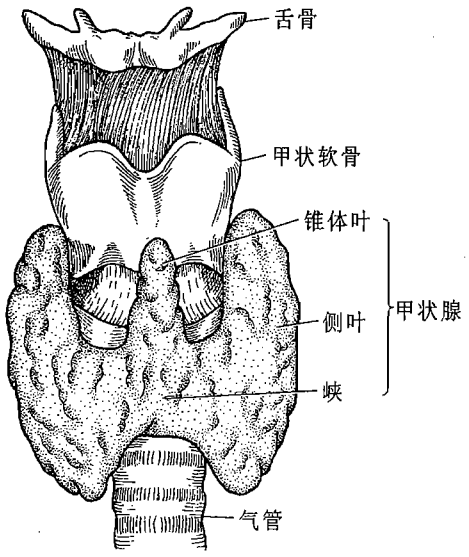


图 12.6 甲状腺

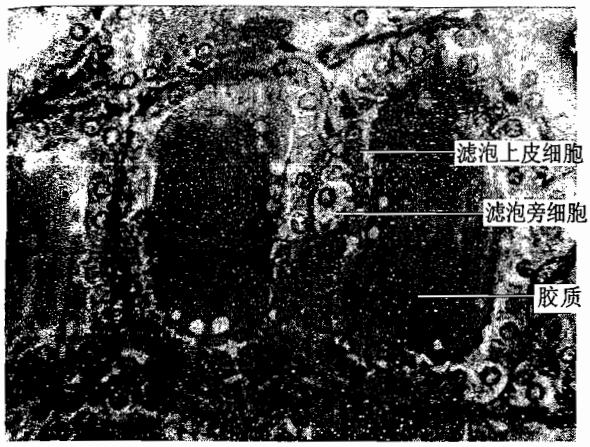


图 12.7 甲状腺滤泡

甲状腺由滤泡组成,滤泡的外周是单层上皮细胞,中间充满均匀的胶状物质(图 12.7)。甲状腺滤泡上皮细胞分泌两种甲状腺激素,甲状腺素(thyroxine,T_4)和三碘甲腺原氨酸(3,5,3′-triiodo-thyronine,T_3),都含碘,T_3 比 T_4 少一个碘原子(图 12.8)。

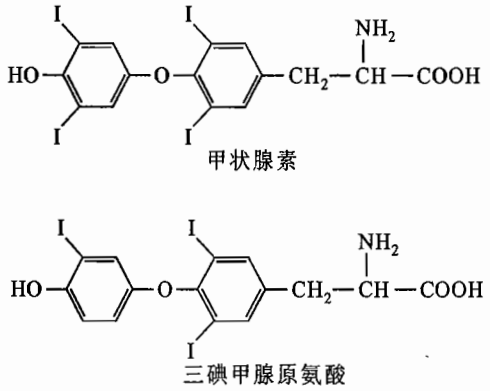


图 12.8 甲状腺激素的结构式

甲状腺激素(T_3,T_4)的作用遍及全身所有的器官。甲状腺激素的主要作用是促进物质代谢与能量转换,促进生长发育,促进骨骼成熟。正常的甲状腺是正常发育的先决条件。新生儿先天性甲状腺功能低下会使生长受到阻碍。

甲状腺激素也是中枢神经系统正常发育所不可缺少的,而且必须在关键时期得到必要的甲状腺激素才能保证大脑正常发育。婴儿出生后到一岁左右是关键时期,过了这个时期再给先天性甲状腺功能低下的儿童补充甲状腺激素,大脑也不能恢复正常。先天性甲状腺发育不全引起呆小症(cretinism)。

饮食中缺碘可引起甲状腺功能减退症(见 7.1.8(4))。

12.3.2 维持钙稳态的激素——甲状旁腺素与降钙素

甲状旁腺是人体内最小的腺体之一,共有两对,在甲状腺的背面或在甲状腺之中(图 12.9)。甲状旁腺分泌甲状旁腺素(parathyroid hormone,PTH)。血钙浓度的降低刺激甲状旁腺细胞释放甲状旁腺素,它促进骨钙溶解,促进小肠从食物中吸收钙以及肾小管对钙离子的重吸收,减少磷酸根在肾小管中的重吸收,结果使血钙浓度上升,血磷含量下降。

甲状腺的滤泡旁细胞还分泌一种降钙素(calcitonin)。高浓度的血钙引起滤泡旁细胞释放降钙素。降钙素直接抑制骨质溶解,还抑制肾小管对钙、磷、钠、氯的重吸收,降低血钙的浓度。降钙素与甲状旁腺素的作用相反,但降钙素的作用更迅速,而且占优势。骨骼是体内钙离子和磷酸根的贮备库。由于甲状旁腺素和降钙素的相反而又相成的作用,调节血浆中和骨骼中钙、磷的含量,维持血液中钙离子和磷酸根的浓度水平。

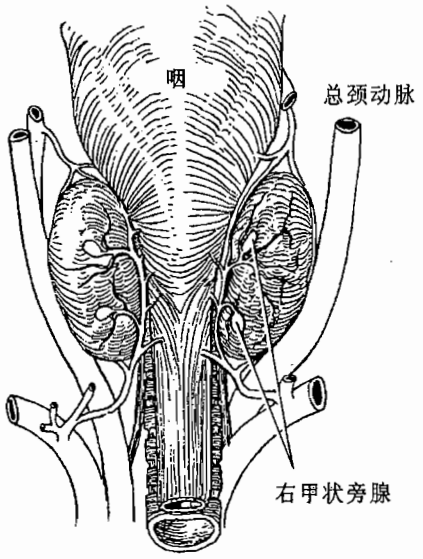


图 12.9 甲状旁腺(仿 Junqueira,1980)

12.3.3 胰岛素与胰高血糖素——调节血糖浓度的激素

胰腺中有两类组织,一类是腺泡组织,分泌消化酶;另一类是胰岛组织,分散在腺泡组织之中,像小岛一样。

胰腺中有几十万个胰岛。胰岛细胞至少可以分成

5种，其中的α细胞（A细胞）约占细胞总数的15%～25%，分泌胰高血糖素（glucagon）；β细胞（B细胞）约占细胞总数的70%～80%，分泌胰岛素（图12.10）。

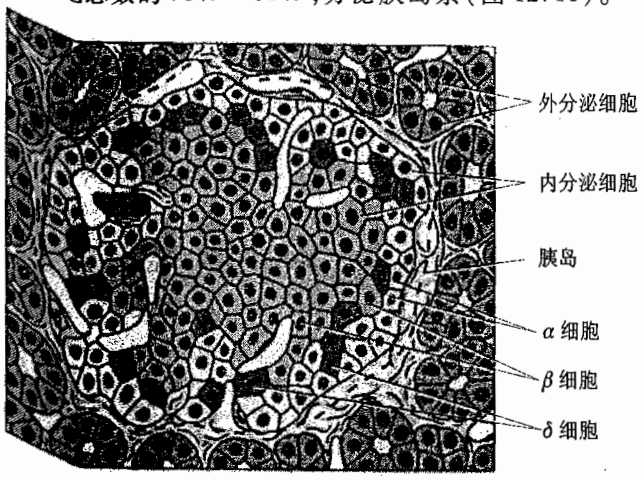


图12.10 胰岛的结构（仿Silver thorn，1998）

在19世纪末就已经发现胰腺中的胰岛分泌抗糖尿病物质，20世纪初并已将这种尚未提取出来的抗糖尿病物质命名为胰岛素（insulin）。但由于胰腺腺泡组织分泌的胰蛋白酶的破坏，一直提取不出胰岛素，直到1921年加拿大青年医生班廷（F. G. Banting，1891—1941）（章前插图）在医学院学生贝斯特（C. H. Best，1899—1978）的协助下，先结扎狗的胰腺导管使胰腺腺泡萎缩后才首次成功地制取出含胰岛素的胰腺提取物。

1. 胰岛素的作用

胰岛素是由51个氨基酸形成两条肽链所组成的蛋白质，是已知的唯一降低血糖浓度的激素。

胰岛素降低血糖的作用可归结为下列几方面：促进肝细胞摄取、贮存和利用葡萄糖；增加肌肉细胞对葡萄糖的通透性；促进脂肪细胞吸收葡萄糖和形成脂肪；还抑制氨基酸通过糖原异生作用转化成葡萄糖。因此，胰岛素是调节机体各种营养物质代谢的重要激素之一，对于维持正常代谢和生长是不可缺少的。

胰岛素分泌的调节决定于血糖的浓度。当血糖浓度升高时，如进食后血糖浓度超过6.7 mmol/L（120 mg/100 mL）血液，血糖直接作用于胰岛，使其中的β细胞释放的胰岛素增加，胰岛素增加则直接降低血糖浓度；当血糖浓度下降时，则刺激胰岛素分泌的因素减少，血中胰岛素浓度也随之下降。

人类的糖尿病（diabetes mellitus）有两种类型：1型糖尿病和2型糖尿病。

1型糖尿病通常发生在婴儿或儿童中。病因是产生胰岛素的β细胞被自身免疫反应所破坏，只产生少量的胰岛素或不产生胰岛素。因此，必须每天注射胰岛素。这种病是遗传的。另一种类型的糖尿病，2型糖尿病，发生在成人中。其病因是胰岛β细胞的分泌活动下降，或机体组织对胰岛素的敏感性降低。

现在糖尿病的治疗效果相当好。患者应按医生的规定严格控制饮食，限制糖类和脂肪的摄入量，进行适量的运动以促进葡萄糖向肌糖原转化，降低餐后血糖升高的程度。1型糖尿病患者应按医嘱定时定量注射胰岛素。中老年人应定期检测血糖浓度。糖尿病早期诊断的指标之一是空腹血糖浓度为7.0 mmol/L（126 mg/100 mL）血液。

2. 胰高血糖素的作用

胰岛中α细胞分泌的胰高血糖素是29个氨基酸组成的直链多肽，相对分子质量为3 500。它的主要作用与胰岛素相反，可促进肝糖原的分解，使血糖升高，作用强烈；它还促使脂肪分解，增加心肌收缩力。血糖浓度下降（低于4.4 mmol/L（80 mg/100 mL）血液）可以直接作用于胰岛α细胞引起胰高血糖素的分泌，血糖浓度上升则使α细胞的分泌减少。

12.3.4 肾上腺髓质的内分泌动员应急反应

人的肾上腺由皮质与髓质两部分组成，皮质包在髓质的外面（图12.11）。这两部分的胚胎起源不同，实际上是两个内分泌器官。肾上腺髓质（adrenal medulla）接受交感神经支配。

人的髓质细胞主要分泌肾上腺素（epinephrine）（约80%），还分泌去甲肾上腺素（norepinephrine）（约20%）。这两种激素的作用在许多方面相同，但也有不同之处。在人体中，肾上腺素起主要作用。

肾上腺髓质激素的作用非常广泛。

肾上腺素引起皮肤血管收缩，骨骼肌血管舒张。肾上腺素只使收缩压上升，舒张压不变或下降；使呼吸加深，支气管舒张而减少呼吸阻力；引起胃肠道平滑肌舒张但使括约肌收缩，也使竖毛肌、瞳孔散大肌收缩。

肾上腺素加速肝和肌肉中糖原的分解，提高血糖浓度和血液中乳酸的含量。在肾上腺素的作用下，成人的代谢率可提高30%。

疼痛、寒冷、缺氧、情绪激动及低血糖等刺激可以使肾上腺素的分泌大为增加。运动（甚至中速步行）、焦虑、恐惧、出血、低血压及许多药物（包括吗啡和乙

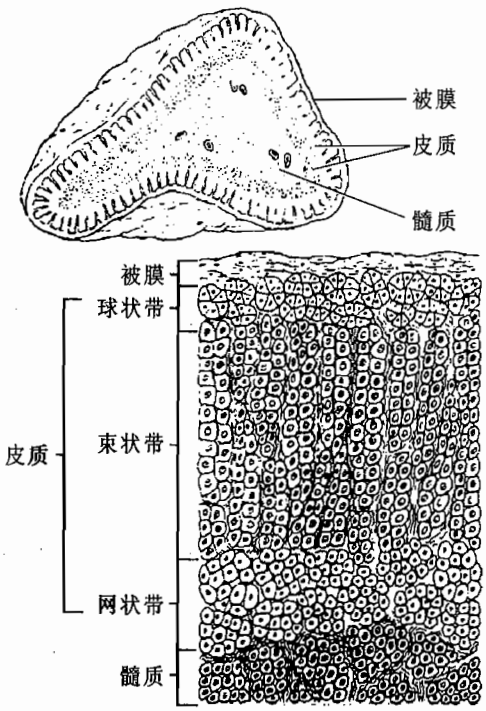


图 12.11 肾上腺的皮质与髓质(仿 DeWitt,1989)

醛)也能引起肾上腺髓质增加活动。所有这些刺激都是经过下丘脑神经中枢和交感神经支配起作用的。

美国生理学家坎农及其同事在 20 世纪 20 年代对肾上腺髓质的功能进行了许多研究。他们认为,肾上腺髓质的功能是一种适应,一种有助于动物准备好逃跑或战斗(flight or fight)或其他活动的应付紧急情况的机制。伤害性刺激增加肾上腺素的分泌,引起心脏活动加强,流经肌肉的血量增加,糖原分解增加,通气改善等。这些反应都是针对伤害性刺激的有益于机体的反应。

12.3.5 肾上腺皮质的内分泌是维持生命所必需的

肾上腺皮质(adrenal cortex)分泌多种激素,是一个多功能的内分泌器官。肾上腺皮质从组织学上可以分为 3 层,即球状带、束状带和网状带(图 12.11)。球状带在最外侧,合成和分泌影响电解质代谢的盐皮质激素(mineralocorticoid),主要是醛固酮;束状带在中间,合成和分泌影响糖代谢的糖皮质激素(glucocorticoid),主要是皮质醇;网状带贴近髓质,主要合成和分泌雄激素、孕激素、雌激素等性激素,也合成少量糖皮质激素。

肾上腺皮质是维持生命所必需的极重要的内分泌器官,因为它所分泌的盐皮质激素和糖皮质激素是维持生命所必需的。

1. 盐皮质激素的作用

盐皮质激素的主要作用是调节体内的电解质和水分,以维持其稳态。盐皮质激素的主要成分醛固酮促进肾小管对钠离子的重吸收和钾离子的排泄,相应地增加水的重吸收。醛固酮也增加汗腺、唾液腺和肠腺中钠离子的重吸收。

2. 糖皮质激素的作用

糖皮质激素以皮质醇(氢化可的松)为主,还有皮质酮和皮质素等,其主要作用有以下几方面:

促进糖原异生作用。促进肝细胞将氨基酸转变为糖原,以增加肝糖原,保持血糖浓度的相对稳定,维持体内糖代谢的正常进行。

促进肝外组织蛋白质的分解代谢,增加对肝提供的氨基酸。

促进脂肪的分解代谢。服用糖皮质激素过多,可以引起体内脂肪的重新分布,使躯干、颈部、面部的脂肪增加,四肢脂肪减少。

机体在多种有害刺激,如感染、中毒、疼痛、寒冷以及精神紧张等因素的作用下糖皮质激素释放的水平升高,使机体对这些有害刺激的耐受力大为增加。临床上用大剂量的氢化可的松抗炎症,抗过敏,抗毒,抗休克等。

调节水盐代谢,但作用比醛固酮弱得多。

肾上腺皮质的分泌主要受下丘脑-腺垂体-肾上腺皮质系统的调节控制。

12.3.6 性腺分泌性激素

人的性腺(gonad)是男性的睾丸(testis)(图 16.5)和女性的卵巢(ovary)(图 16.7)。它们除分别产生精子和卵子外,还分泌性激素。

1. 睾酮的作用

睾丸分泌雄激素,其主要成分是睾酮(testosterone)。睾酮如同所有的类固醇激素,都是由胆固醇衍生而成的。

当青春期启动时,睾酮不仅促进精子发生,在全身还有多方面的作用。

它促使全部附属生殖器官——导管、腺体和阴茎的生长,以承担成年的功能。正常的血浆睾酮浓度也是维持成年男性这些附属生殖器官所必需的。当激素不足时,全部附属生殖器官萎缩,精液量明显下降,勃

起和射精削弱,将出现阳痿和不能生育。这种状况可用睾酮替补疗法纠正。

男性的第二性征形成也依靠睾酮。第二性征包括阴阜、腋下和面部长出毛发,喉部长大,出现喉结,声音低沉,皮肤增厚和分泌油脂,骨骼生长和骨密度增加,骨骼肌发育增长。

睾酮也增强基础代谢率,并影响行为。睾酮是男女性欲的基础。睾酮虽名为男性激素,但它并不只是男性性活动的促进者,它也促进女性的性活动。

睾丸并不是雄激素的唯一来源,男、女性的肾上腺皮质都释放雄激素,但其数量较少。

2. 雌激素和孕激素的子宫外效应

卵巢分泌雌激素(estrogen)和孕激素(progestogen)。卵巢分泌的雌激素,以雌二醇(estradiol,E_2)的分泌量最大,活性最强;还分泌雌酮(estrone,E_1)等。雌激素对女性的作用相当于睾酮对男性的作用,可以说是"性活动的发动机"。当青春期血浆雌激素浓度升高时,它促进卵巢中卵子发生和卵泡生长,以及女性生殖管道的合成代谢。其结果是输卵管、子宫和阴道长大,准备支持妊娠活动。输卵管和子宫的活动性开始增强。外生殖器成熟。

雌激素也支持青春期的突发性快速增长,使女孩在12岁到13岁比男孩长得快得多。但这种生长的时间不长,因为血浆雌激素浓度升高也引起长骨的骨骺较早地封闭,女性通常在15~17岁之间就达到了她们的最高的高度。男性青春期的生长开始较迟,但可持续到19~20岁。

雌激素引发女性的第二性征,包括乳腺的生长;皮下脂肪的积聚,特别是在臀部和乳房;骨盆变宽和变轻(适应于生育);腋下和阴阜长出毛发。

卵巢分泌的孕激素中以孕酮(progestetrone)的作用最强。

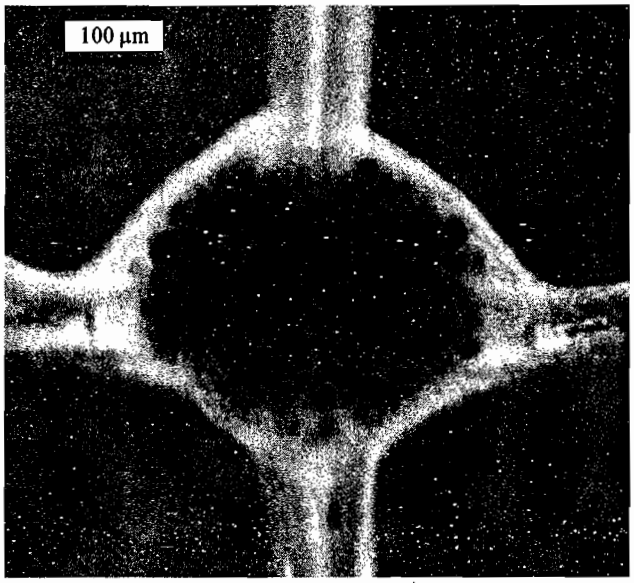
孕激素与雌激素一起建立和调节子宫周期,刺激子宫颈黏液的变化。它的主要作用表现在妊娠时,它抑制子宫的运动,并使乳房准备哺乳。在妊娠时大部分孕激素和雌激素来源于胎盘而不是卵巢(详见第16章)。

思考题

1. 神经系统与内分泌系统在动物体内的调节控制中是怎样分工合作的?
2. 内分泌系统内部是怎样调节控制的?
3. 试述内分泌系统在维持稳态中的作用。
4. 在遇到突发的危急情况时,人体内分泌系统会有哪些反应?
5. 哪些激素与调节血糖浓度有关,它们分别起什么作用?
6. 饮水和食物中缺碘会产生哪些后果?

13 神经系统与神经调节

13.1 神经元的结构与功能
13.2 神经系统的结构
13.3 脊椎动物神经系统的功能
13.4 人脑



中华金钱蛭的神经节
（张人骥供图）

人和动物在不断变化的环境中生活，必须适应外部环境的变化以求得生存与发展。人和动物体内各部分必须协调一致才能适应外部环境的变化。

人和高等动物结构复杂，是由许多器官和系统组成的。这些器官、系统的活动如何调节，以及各系统之间又如何协调一致、互相配合，作为一个整体如何适应外部环境的变化是一系列必须解决的问题。这些问题的核心是人和动物体功能的调节问题。

神经系统的作用就是调节，调节动物体各个器官、各个系统的活动使之协调一致，互相配合以形成一个整体，而且使这个整体能够适应外界环境的变化。这样动物才能在环境中生存与发展。

如前所述，人体有两种调节机制：神经调节和体液调节。神经调节比体液调节更迅速，更准确，而体液调节往往又是在神经系统的影响下活动的。神经系统一方面通过感觉器官接受体内外的刺激，作出反应，直接调节或控制身体各器官系统的活动；另一方面又通过调节或控制内分泌系统的活动来影响、调节机体各部分的活动。

为什么神经调节比体液调节更迅速、更准确呢？这是由于神经调节的信息是神经细胞发放的神经冲动，神经冲动沿着神经系统内的路径快速传递到达特定的效应器，作出准确的反应。

13.1 神经元的结构与功能

13.1.1 神经元是神经系统的基本结构与功能单位

人的神经系统可以说是地球上最复杂的结构。

人的神经系统大约包含几百亿到上千亿个神经细胞(神经元)(图6.7a)以及为数更多的支持细胞(胶质细胞)(图6.7b)。神经系统的复杂性就在于数量如此庞大的细胞和这些细胞之间的复杂的联系。

这个极其复杂的结构的基本结构与功能单位是神经元。神经元的大小、形态有很大的差异。

神经元一般包含胞体(cell body)、树突(dendrite)、轴突(axon)三部分,树突是胞体发出的短突起,轴突是胞体发出的长突起。多数神经元有多个树突和一个轴突,但有些神经元没有树突,有的神经元没有轴突。以运动神经元为例来说明神经元各部分的功能。运动神经元的胞体位于脊髓,发出轴突支配骨骼肌纤维。轴突的外周有神经膜细胞包围形成髓鞘。神经元的树突和胞体的表面膜受到其他神经元轴突末梢的支配。轴突从轴丘中的冲动发放区传送神经冲动到轴突末梢(图13.1)。切断这些突起与细胞体的联系,几天或几周内被切断的部分就会变性以至坏死。这说明这些突起不论有多长,在结构上与生理上都是神经元的一部分,一个神经元是一个整体。如果胞体未受损伤,而且轴突外有神经膜包围,则受损伤的轴突可以再生。神经膜是构成髓鞘的神经膜细胞的最外层,含有细胞质和细胞核。在轴突的再生过程中,神经膜起着重要的作用,没有神经膜的突起不能再生。在中枢神经系统中没有神经膜,因此被切断的突起不能再生。

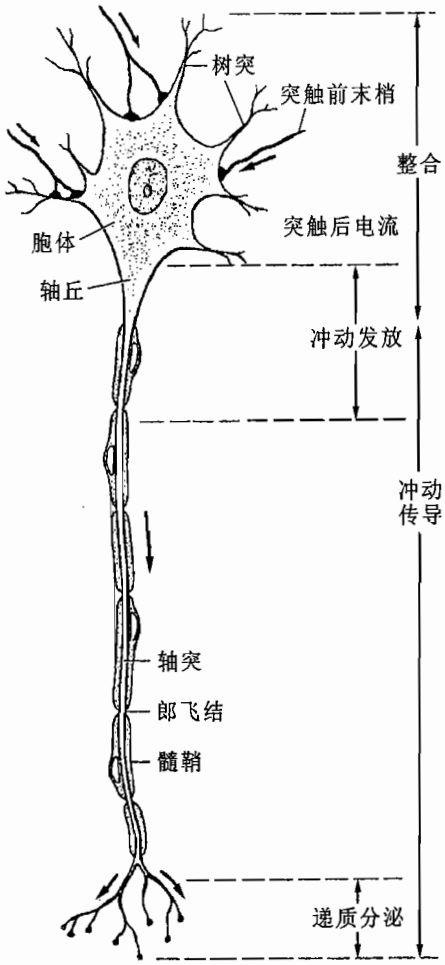


图13.1 运动神经元(仿Eckert,1983)

13.1.2 神经元的静息跨膜电位与动作电位

神经元是一种可兴奋细胞(excitable cell)。它的基本特性是受到刺激后会产生神经冲动(impulse)沿轴突传送出去。我们可用蛙的坐骨神经腓肠肌标本来演示(图13.2)。神经是由许多神经纤维(轴突)被结缔组织包围而形成的。在坐骨神经上给一个适当强度的电刺激,腓肠肌便会产生收缩。这说明在刺激部位产生了神经冲动,冲动是可以传播的,传播到神经末梢,再从神经末梢传到肌肉,才能引起肌肉的收缩。在坐骨神经上放置2个电极,连接到一个电表上,静息时,电表上没有电位差,说明坐骨神经表面各处电位相等。当在坐骨神经一端给予刺激时,可以看到,靠近刺激端电极处先变为负电位,接着恢复;然后,另一电极处又变为负电位,接着又恢复(图13.3)。可见刺激坐骨神经产生一个负电位沿着神经传导,这个负电位称为动作电位(action potential)。因此,神经冲动就是动作电位,神经冲动的传导就是动作电位的传播。

图13.2 蛙坐骨神经肌肉标本

13.1.3 为什么刺激神经会产生动作电位

为什么刺激神经会产生动作电位呢?生理学家进

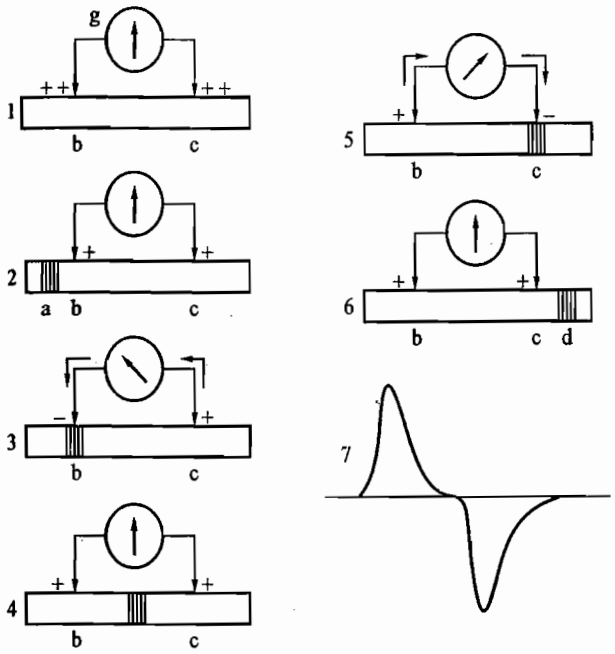


图 13.3 神经干上的动作电位示意图

行了约半个世纪的探索，找到了答案。他们发现一种粗大的神经纤维——枪乌贼大神经，直径可达 1mm（图 13.4）。他们又制造了一种很细的电极——微电极，尖端直径约为 0.5μm。这种微电极可以插入这种粗神经中。于是，将一个微电极插入神经纤维内，另一个电极放在膜外，发现在静息状态时（即没有神经冲动传播的时候），膜内的电位低于膜外的电位，即静息膜电位（resting membrane potential）。这是由于膜外有正电荷聚集，膜内有负电荷聚集；也就是说，膜处于极化状态（有极性的状态）（图 13.5）。在膜上某处给予刺激后，该处极化状态被破坏（去极化），而且短时期内膜内电位又会高于膜外电位，即膜内为正电位膜外为负电位，形成反极化状态。接着，在极短时间内，神经纤维膜又恢复了原来的外正内负状态——极化状态。去极化、反极化和复极化的过程，也就是动作电位负电位的形成和恢复的过程，全部过程只需数毫秒的时间。

为什么在神经细胞膜上会出现极化状态呢？

这是由于神经细胞膜内外各种电解质的离子浓度不同，膜外钠离子浓度大，膜内钾离子浓度大，而神经细胞膜对不同离子的通透性各不相同。神经细胞膜在静息时对钾离子的通透性大，对钠离子的通透性小，膜内的钾离子扩散到膜外，而膜内的负离子却不能扩散出去，膜外的钠离子也不能扩散进来，因而出现极化状态，即膜外为正电位膜内为负电位。

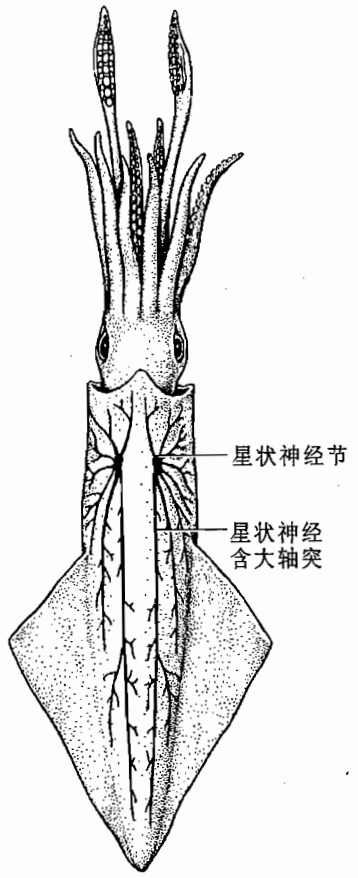


图 13.4 枪乌贼大神经（仿 Eckert，1983）

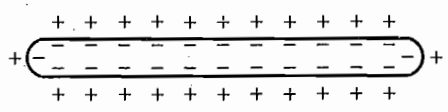


图 13.5 神经细胞的极化状态

动作电位是怎样产生的呢？在神经纤维膜上有两种离子通道（ion channel），一种是钠离子通道，一种是钾离子通道。当神经某处受到刺激时会使钠通道开放，于是膜外钠离子在短期内大量涌入膜内，造成了内正外负的反极化现象。但在很短的时期内钠通道又重新关闭，钾通道随即开放，钾离子又很快涌出膜外，使得膜电位又恢复到原来外正内负的状态（图 13.6）。

动作电位又是怎样传导的呢？当刺激部位处于内正外负的反极化状态时，邻近未受刺激的部位仍处于外正内负的极化状态，二者之间会形成一局部电流。这个局部电流又会刺激没有去极化的细胞膜使之去极化，也形成动作电位。这样，不断地以局部电流为前导，将动作电位传播开去，一直传到神经末梢（图 13.6）。

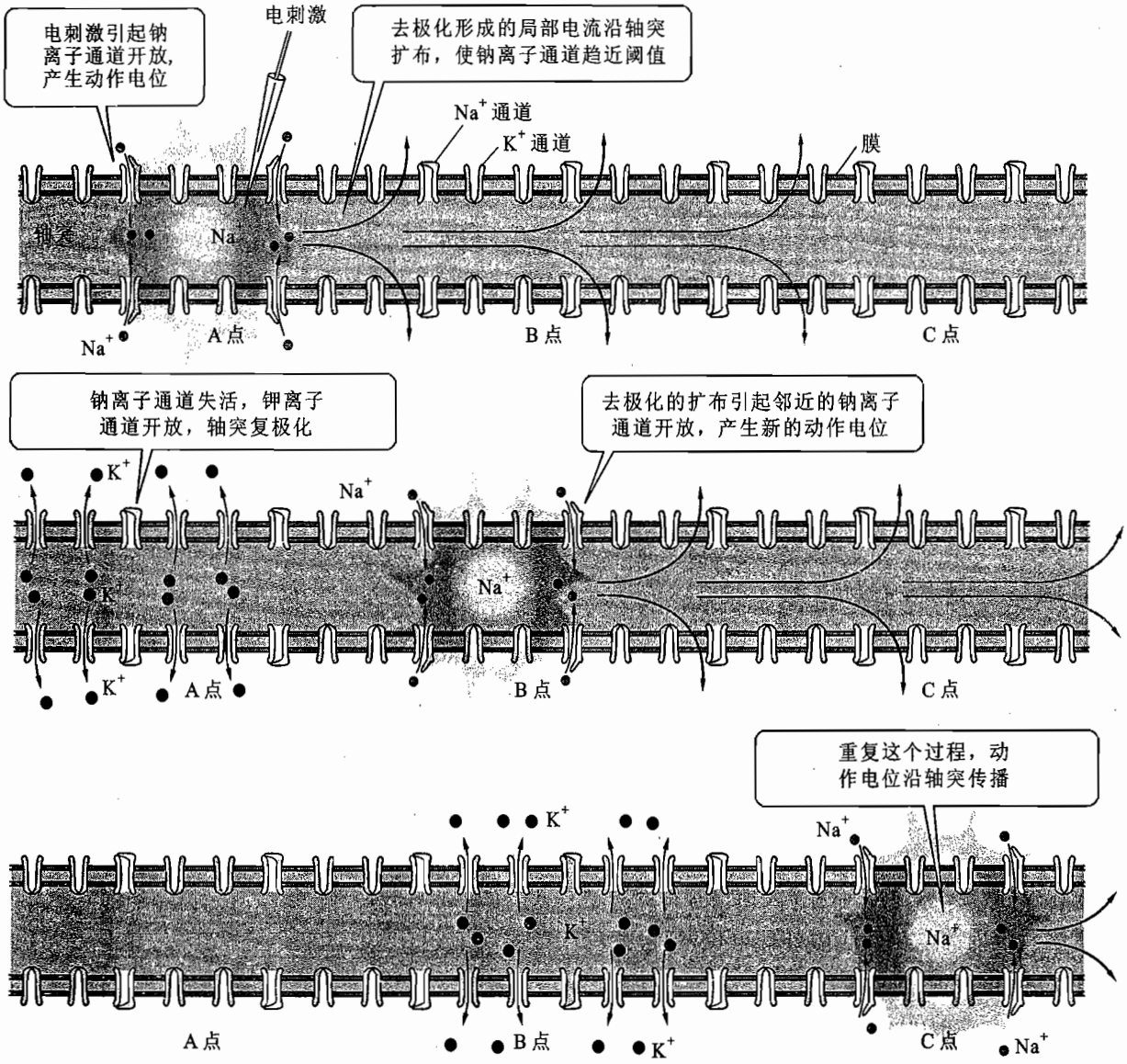


图 13.6 离子通道与动作电位的示意图(仿 Purves,1997)

动作电位沿着神经纤维上传导时,其电位变化总是一样的,不会随传导距离的增加而衰减。此外,一条神经中包含很多根神经纤维,一根神经纤维传导神经冲动时不影响其他神经纤维,也就是说,各神经纤维间的传导有绝缘性。这正像在一条电缆中有很多根电话线,但通话时彼此互不干扰。

13.1.4 突触的信号传递

神经和肌肉是两种不同的组织,神经冲动传到神经末梢后又如何从神经末梢传到肌肉,引起肌肉收缩呢?现已知道,神经末梢与肌肉之间没有原生质的联系。神经末梢与肌肉接触处称为神经肌肉接点,又称突触(synapse)(图 13.7)。在突触处,神经末梢的细胞膜称为突触前膜,与之相对的肌膜较厚、有皱褶称为突触后膜(又称终膜)。突触前膜与突触后膜之间有一间隙,称突触间隙(synaptic cleft)。神经末梢内部有许多突触小泡,每个小泡里面含有几万个乙酰胆碱分子。当神经冲动传到末梢后,突触小泡中的乙酰胆碱被释放到突触间隙中,并扩散到突触后膜处。乙酰胆碱可以和突触后膜上的乙酰胆碱受体结合,结合后的乙酰胆碱-受体复合物将影响突触后膜对离子的通透性,引起突触后膜去极化,形成一个小电位。这种电位并不能传播。但随着乙酰胆碱-受体复合物的增多,电位可增大,当电位到达一定阈值时,可在肌膜上引起一

个动作电位。肌膜的动作电位传播到肌纤维内部时，引起肌肉收缩。神经细胞与肌肉细胞之间的信号传递是通过神经末梢释放化学物质来实现的。这种传递方式称为化学传递，这类突触称为化学突触，所释放的物质称为递质(transmitter)。

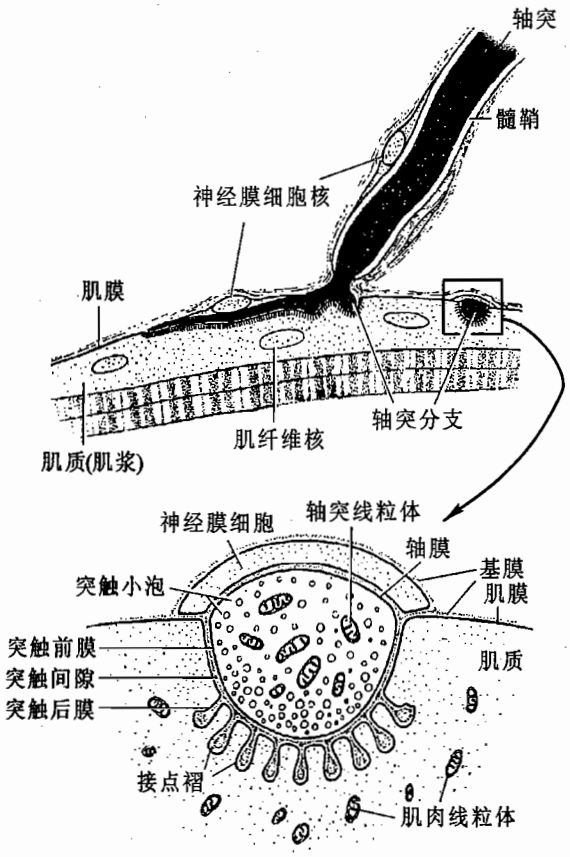


图 13.7 神经肌肉接点的结构

神经元与神经元之间也是通过突触相联系的。前一个神经元的轴突末梢作用在下一个神经元的胞体、树突或轴突处组成突触。不同神经元的轴突末梢可以释放不同的递质。现已发现的递质有乙酰胆碱、去甲肾上腺素、谷氨酸、γ-氨基丁酸、5-羟色胺和多巴胺等多种。有的化学递质与突触后膜上的受体结合后，引起后膜去极化。当去极化足够大达到阈值后便会产生动作电位。有的递质与突触后膜上受体结合后，使后膜极化作用反而增大，即引起超极化。这类神经元称为抑制性神经元，因为通过它释放的递质作用后，使得后一个神经元更不容易发放神经冲动了。一个神经元上有时有几个突触作用在上面，有的引起去极化，有的引起超极化。最后，在这个神经元的轴突上能不能形成冲动发放，要看全部突轴后电位总和的结果。

神经元之间还有另一种联系方式，即通过电流联系。在突触前膜与突触后膜上有缝隙连接，前一个神经元的神经冲动产生的电流可以通过这种缝隙连接流到后一个神经元，使神经冲动传递下去。这种突触称为电突触。

13.2 神经系统的结构

13.2.1 神经系统的演变

在动物进化的过程中最简单的神经系统是神经网(nerve net)。这种神经网是由神经细胞的很细的神经纤维交织而成的，它在刺胞动物中广泛存在(图 13.8)。

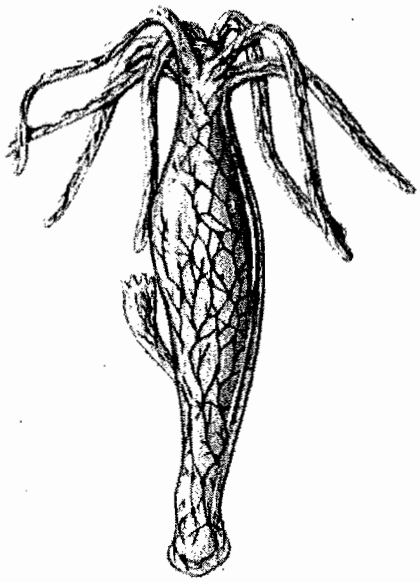


图 13.8 水螅的神经网(仿 Lewis,1995)

后来神经网中的神经元的胞体逐步集中形成神经节(ganglion)。许多神经细胞的胞体聚集在一起形成神经节是神经系统进化过程中一个重要的进步(章首插图)。神经节在腔肠动物中已有发现，在更高水平的动物中普遍存在。在有体节的无脊椎动物中，每一体节都有一个神经节。每个神经节既负责本体节的反射活动，也与邻近几节的反射活动有关。一系列的神经节通过神经纤维联系在一起形成神经索(nerve cord)。环节动物和节肢动物都有腹神经索(图 13.9)。

神经系统的另一个重要的发展是动物体头部的几个神经节趋向于融合在一起形成脑(brain)。这些融合在一起的神经节的结构更加复杂，而且对其他神经节有不同程度的控制作用。

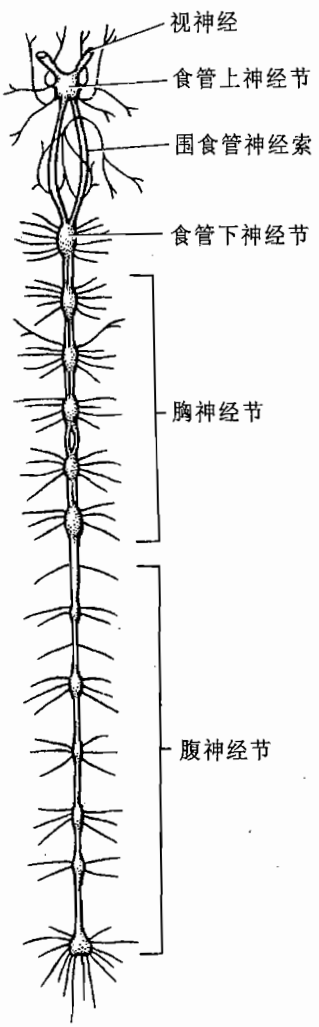


图 13.9 龙虾的腹神经索(仿 Eckert,1983)

在进化过程中,神经系统中神经细胞的数目越来越多,章鱼(头足类)的神经系统是无脊椎动物中最发达最复杂的,仅在脑内就约有 1 亿个神经元。脊椎动物神经系统的神经元为数更多,结构更复杂。哺乳动物中人类的神经系统是最复杂的神经系统。

13.2.2 脊椎动物中枢神经系统的进化

脊椎动物的神经系统高度集中,与无脊椎动物的神经系统大不相同。

脊椎动物的中枢神经系统来源于胚胎背部外胚层内褶而成的神经管(图 16.18),神经管不分节。在胚胎发育的早期神经管的前部膨大发育成脑,接着分化为前脑、中脑、后脑三个脑泡;后部发育成脊髓,其中都保留着或大或小的管道。前脑进一步分化为端脑和间脑。端脑将发展成大脑(cerebrum),间脑将发展成丘脑、下丘脑和松果体。后脑(菱脑)进一步分化为脑桥、小脑(cerebellum)和延髓(图 13.10)。

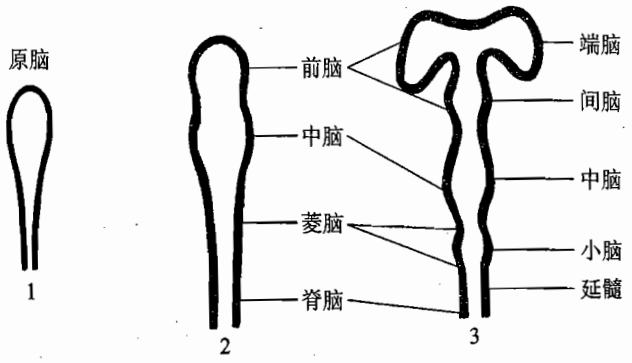


图 13.10 脊椎动物神经管发育成脑的几个阶段

低等脊椎动物脑的功能还不突出,随着动物的进化,脑也发展起来,到了鸟类和哺乳类,脑处于神经系统的主导地位。脑的变化以大脑、小脑最显著,在进化的历程中,小脑逐渐发展;大脑大为发达成为进化的主流;中脑变化不大,相对体积减小,重要性降低。

大脑最初只是一对光滑的突起,和脊髓一样,灰质位于内部。灰质主要由神经元的胞体和树突构成,呈暗灰色。大脑的主要功能是嗅觉,其协调作用不显著。现代鱼的大脑基本上处于这一阶段。

两栖动物从古代鱼发展而来,大脑中的灰质增多,其中的突触数量也大为增加。从两栖动物开始,原来位于大脑内部的灰质逐渐向外转移,最后覆盖在大脑表面,形成大脑皮质。两栖动物和许多爬行动物大脑的功能仍旧是以嗅觉为主(图 13.11)。

在高等爬行动物的大脑部分出现了新脑皮质,哺乳动物是从这类爬行动物进化而来的,原脑皮、古脑皮缩小,新脑皮质有更大的发展。在低等哺乳动物,新脑皮质也已几乎盖住了大部分前脑的表面(图 13.12)。人类的大脑皮质(cerebral cortex)几乎都是新脑皮质,原来的脑皮被包到新脑皮质内部。大脑皮质体积增大,表面出现沟、回,功能也越来越重要,成为动物体最高的调节、控制中心。鸟类是从原始的爬行动物发展来的。这类原始的爬行动物还没有新脑皮质,所以鸟也没有新脑皮质。鸟类的大脑与哺乳动物的差别很大。鸟大脑表面光滑,没有哺乳动物大脑皮质上的许多褶皱。鸟的嗅觉退化,大脑的顶壁很薄,但底部十分发达,称为纹状体。纹状体是鸟复杂的本能活动等高级功能的中枢。

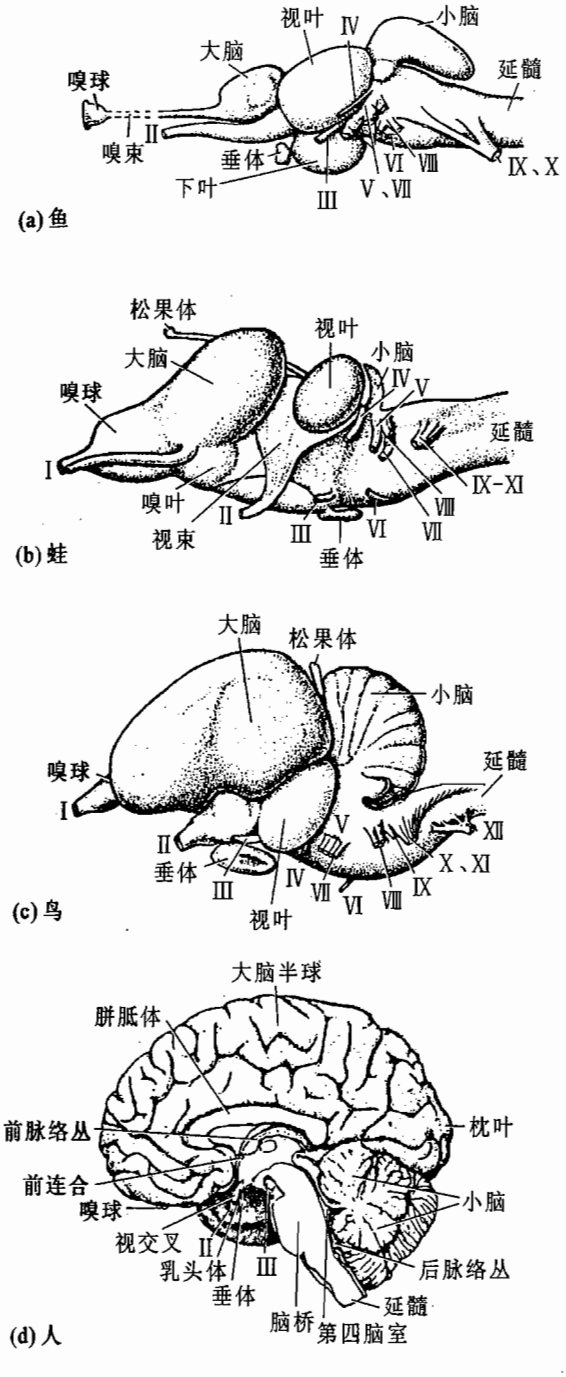


图 13.11 脊椎动物的脑 注意在进化过程中大脑的体积逐步增加。鸟类和哺乳类的小脑高度发达。罗马数字表示脑神经(仿 Romer,1955)

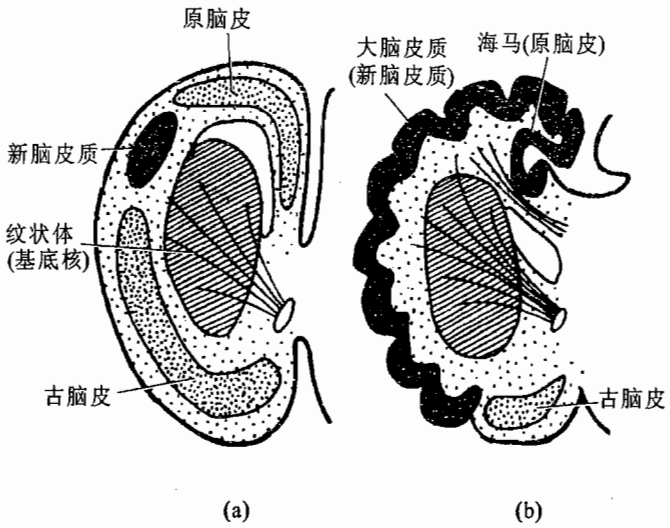
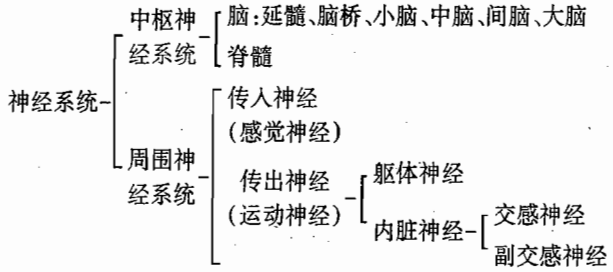


图 13.12 爬行类(a)与哺乳动物(b)大脑半球横切面

13.2.3 人的神经系统

人的神经系统分为中枢神经系统(central nervous system)和周围神经系统(peripheral nervous system)两部分。中枢神经系统包括脑和脊髓(spinal cord),周围神经系统包括与脑相连的脑神经(cranial nerve)和与脊髓相连的脊神经(spinal nerve)。若从功能上划分,周围神经系统分为传入神经(afferent nerve)(感觉神经,sensory nerve)和传出神经(efferent nerve)(运动神经,motor nerve)。传出神经又可分为支配骨骼肌的躯体神经系统(somatic nervous system)和支配内脏器官的内脏神经系统(visceral nervous system)。内脏神经还可再分为交感神经(sympathetic nerve)和副交感神经(parasympathetic nerve)(图 13.13)。



1. 脊髓

脊髓位于脊椎管中,上端在枕骨大孔处与脑相接,总长约 45 cm。脊髓由灰质与白质组成。灰质在内,呈 H 形。白质围在灰质四周,由神经纤维聚集而成,主要为上下纵行的神经纤维,色泽亮白。灰质中央有中央管,纵贯脊髓全长,上与脑室相通,管中有脑脊液。灰质向前后延伸处为前角和后角,胸腰段前后角间还有侧角。前角与前根联系,前根为运动性神经纤维;后角与后根联系,后根为感觉性神经纤维(图 13.14)。

2. 脑

脊髓与延髓相连。自延髓向上,延髓、脑桥、中脑几部分合称为脑干。脑干中一些功能相同的神经元集合在一起形成神经核,功能相同的神经纤维集合在一起形成神经束。除此以外,脑干中还有广泛的区域,其中神经纤维纵横穿行,交织成网,一些神经细胞散在其

中，称为网状结构。脑干中有许多重要的生命活动中枢，如心血管运动中枢、呼吸中枢、吞咽中枢等。小脑位于延髓和脑桥背面，表面为灰质，称为小脑皮质，内部为白质，称为小脑髓质，髓质内还有一些灰质核团。

大脑分为左右两个半球，表面为灰质，称为大脑皮质，内为白质，是大脑髓质。髓质中有灰质核团，称为基底神经节。人的大脑皮质有许多沟回，因而加大了皮质面积。估计皮质面积总共约有 1 m^2。两个大脑半球之间有神经纤维连接，称胼胝体（图 13.15）。

3. 脑神经

人的脑神经共有 12 对，按头尾顺序以罗马数字命名。脑神经分为运动神经、感觉神经和混合神经三类，分别由脑内运动神经元的传出纤维或感觉神经元的传入纤维构成。

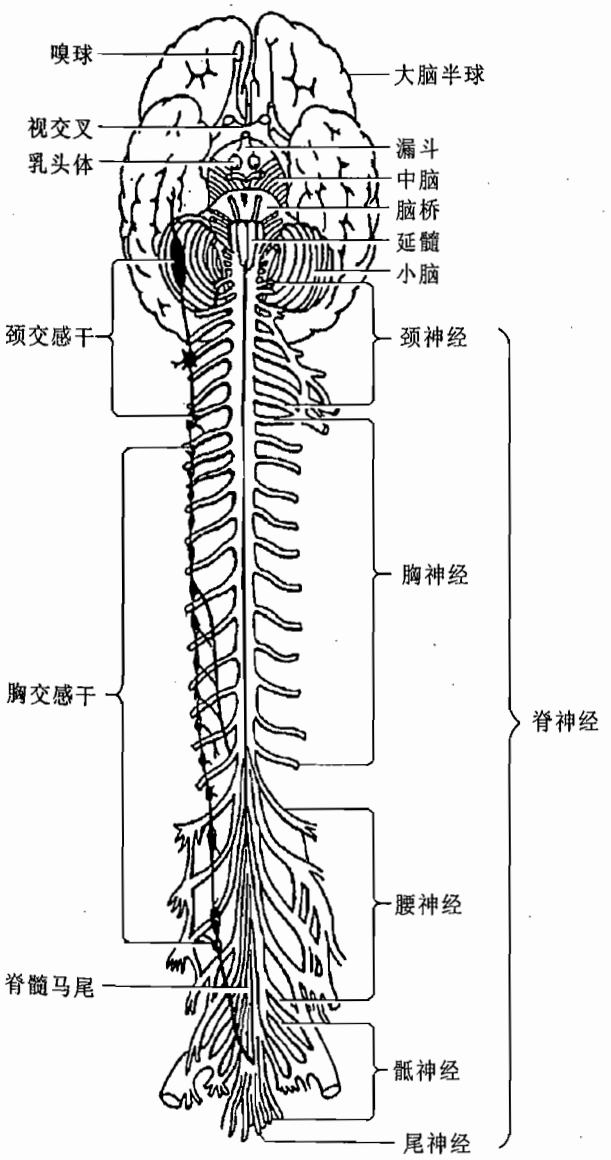


图 13.13 人的神经系统

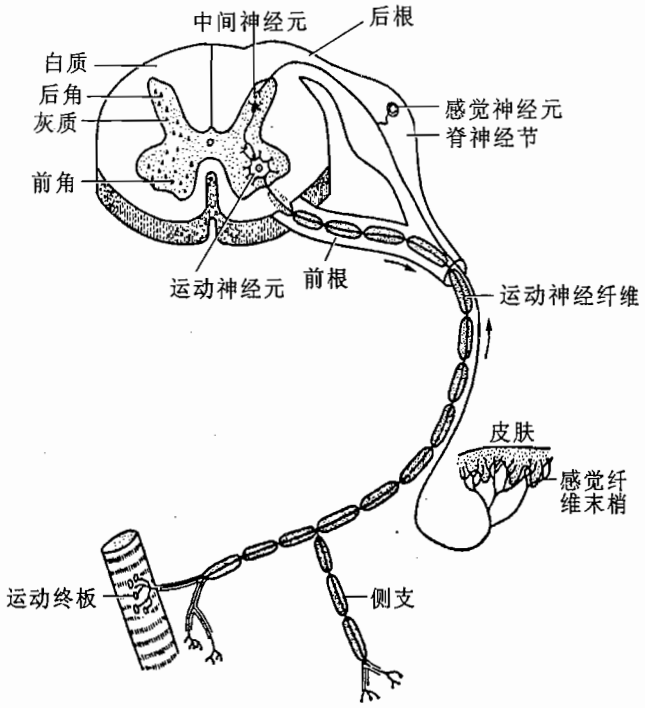


图 13.14 脊髓

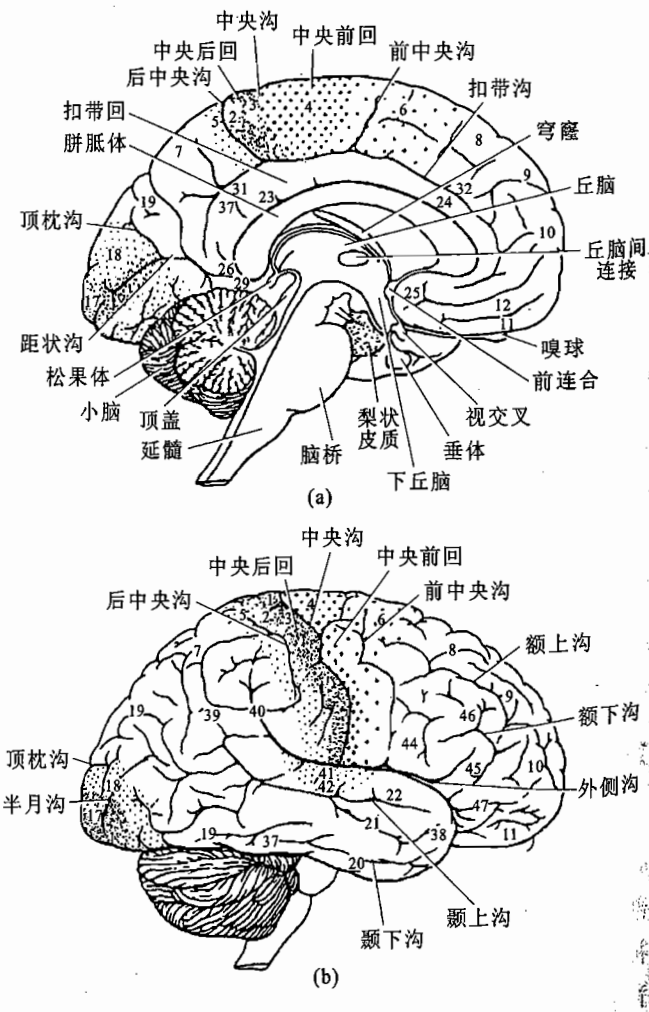


图 13.15 人大脑的两个半球

4. 脊神经

脊神经共31对：颈神经8对，胸神经12对，腰神经5对，骶神经5对，尾神经1对。每一对脊神经由前根和后根在椎间孔处汇合。前根是运动性的，由脊髓前角运动神经元的轴突和侧角交感神经元或副交感神经元的轴突组成，神经纤维分布到骨骼肌、心肌、平滑肌和腺体，支配肌肉的收缩和腺体的分泌；后根的功能是感觉性的。后根在与前根汇合之前，形成膨大的脊神经节，脊神经节内有感觉神经元，其神经纤维分布至身体各处，神经末梢感受各种刺激，如分布在皮肤上的神经末梢，感受体表的冷、热、痛、压、触刺激；分布在肌肉、肌腱的神经末梢感觉肌肉长度和肌肉张力的变化；分布在血管和内脏器官的神经末梢感受血管和内脏的变化和刺激。因此，前根和后根组合成的脊神经是混合性神经（图13.14）。

13.3 脊椎动物神经系统的功能

13.3.1 神经系统活动的基本形式——反射

17世纪法国哲学家笛卡儿（Rene Descartes，1596—1650）根据接触角膜时可以规律性地引起眨眼这一事实，他把机体对刺激的规律性反应与光线从镜面反射出来进行类比，提出了“反射学说”。现代反射（reflex）的概念是指在中枢神经系统参与下，机体对刺激感受器所发生的规律性反应。反射是神经系统最基本的活动形式。全身每一块骨骼肌和内脏器官都有反射活动。这些反射活动是多种多样的，有些反射活动很复杂。简单的反射包括咀嚼反射、吞咽反射、瞬目反射、瞳孔反射、膝反射、屈反射等；复杂的反射有跨步反射、直立反射及性反射等。这些反射活动都有适应意义，即反射活动的结果有利于人和动物的生存与繁衍。

反射是在一定的神经结构中进行的，这种结构就是反射弧（reflex arc）。反射弧包括以下几部分：感受器（receptor）、传入神经、反射中枢、传出神经与效应器（effector）。反射弧中任何一个环节受损伤，反射活动都不能实现。

在先天的、生来已有的反射的基础上，在个体生活过程中还可以建立条件反射，使之更适应外界环境的变化。

13.3.2 神经系统对躯体运动的调节

躯体运动是在神经系统的支配与调节下进行的。有的运动只涉及最简单的反射弧——二元反射弧，如敲击股四头肌引起膝反射，只经过一个感觉神经元和一个脊髓前角的运动神经元就可引起股四头肌收缩。不过要实现膝反射，除了股四头肌（伸肌）的收缩外，同时还必须使与股四头肌相颉颃的屈肌舒张。在敲击股四头肌时刺激了其中的感受器（肌梭），引发神经冲动传入反射中枢，传入神经冲动既兴奋了传出的运动神经元引起股四头肌收缩，同时还引起反射中枢的抑制性中间神经元兴奋，因而抑制支配相应屈肌的运动神经元，使屈肌舒张，这样才能完成这个简单的膝反射（图13.16）。

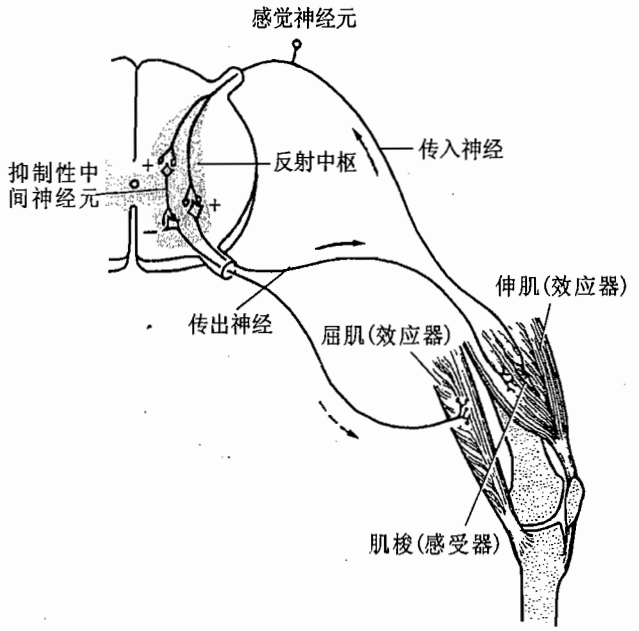


图13.16 膝反射 兴奋性和抑制性突触分别以“+”和“-”表示（仿Eccles，1960）

有些运动涉及多个神经元所组成的反射弧。

脊髓反射活动还经常受到高级神经中枢的调节。

在对躯体运动的调节中，中枢神经系统的网状结构、基底神经节、小脑和大脑皮质都起着重要作用。

小脑是脑的第二大部分。它的主要功能包括维持身体平衡，调整躯体不同部分的肌紧张以及对随意运动的协调作用。小脑受损伤后，表现出随意运动的震颤，在随意运动终末最明显。这种患者丧失了完成精细动作的能力（图13.17）。

我们的随意运动是由大脑控制的。大脑皮质的中央前回是最重要的运动区。

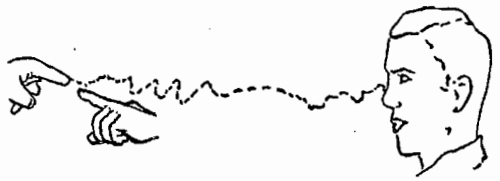


图 13.17 患者的手指从鼻尖移向他人手指时的震颤记录(仿 Ruch,1960)

13.3.3 神经系统对内脏活动的调节

神经系统对内脏活动的调节是通过内脏神经系统(又称自主神经系统或植物性神经系统)进行的。

1. 内脏神经系统与躯体神经系统结构上的主要区别

躯体传出神经纤维从中枢发出后直接达到效应器——骨骼肌,而中枢发出的内脏传出神经纤维必须在中枢外的一个神经节中换一个神经元。由中枢到达这个神经节的神经纤维称为节前纤维,由神经节发出到达效应器的神经纤维称为节后纤维。内脏神经系统又可按照节前神经元细胞体的位置分为交感神经与副交感神经。交感神经纤维起源于胸腰部脊髓,交感神经节大多数位于脊椎旁,组成交感神经干(链)。副交感神经纤维一部分起源于脑部神经核,传出神经纤维在第Ⅲ、Ⅶ、Ⅸ、X脑神经中;另一部分起源于骶部脊

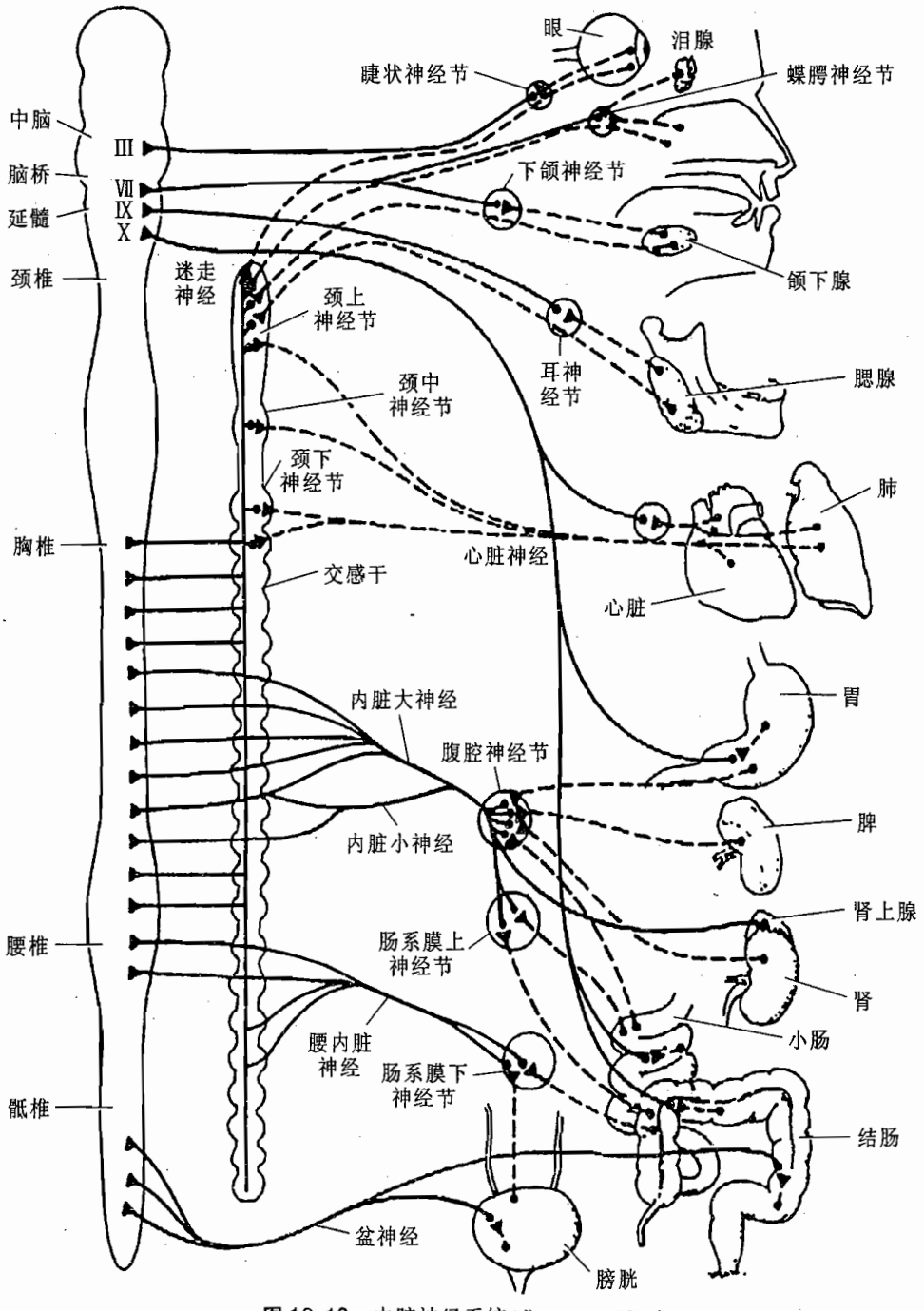


图 13.18 内脏神经系统(仿 Luciano,1979)

表 13-1 内脏神经系统的主要功能

器官	交感神经	副交感神经
循环器官	1. 心搏加快、增强(心输出量加大) 2. 皮肤及腹腔血管收缩(血压升高)	心搏减缓、减弱
呼吸器官	支气管平滑肌舒张(管腔变粗)	支气管平滑肌收缩 (管腔变细,促进黏液分泌)
消化器官	胃肠运动减弱	胃肠运动加强,胃液、胰液分泌增多
泌尿器官	膀胱平滑肌舒张	膀胱平滑肌收缩
男性生殖器	血管收缩	血管扩张
女性生殖器	血管收缩	子宫收缩弛缓
内分泌腺	促进肾上腺素分泌	促进胰岛素分泌
代谢	促进糖原分解,血糖升高	血糖降低
眼瞳孔	散大	缩小
皮肤	汗腺分泌,竖毛肌收缩	

髓,随骶部前根离开脊髓,组成盆神经。副交感神经节多数位于效应器官附近或其壁内。图 13.18 示意内脏神经系统及其支配的器官。内脏反射的传入神经一部分起源于躯体,另一部分起源于内脏器官。

2. 内脏神经系统的功能特点

内脏神经系统功能上的特点是双重神经支配。大多数内脏器官既有交感神经支配,又有副交感神经支配。这两种作用往往是颉颃性的,即一种神经冲动引起兴奋,而另一种则引起抑制相互抗衡。如交感神经冲动使心搏加快,副交感神经冲动则使之减慢。在胃肠管道,这两种神经支配的作用正好相反,副交感(迷走神经)神经冲动使蠕动加快,交感神经冲动使蠕动减慢。交感神经元与副交感神经元经常发放冲动到效应器,即处于紧张性发放状态。内脏器官的功能状态决定于这两套神经紧张性发放的平衡。

交感神经和副交感神经对内脏器官的主要功能见表 13-1。

从表中可见,交感神经的作用主要是保证人体在紧张状态时的生理需要,此时交感神经活动占优势,心搏加速,血压升高、支气管扩张和血糖升高。当人处于安静状态时,副交感神经活动占优势,此时,心血管活动水平相对降低,而胃肠管的蠕动和消化液的分泌加强,有利于营养物质的吸收和贮存。

内脏神经系统的神经末梢也是通过释放化学递质作用于效应器的受体上引起生理反应的。大多数交感神经节后纤维释放去甲肾上腺素,副交感神经节后纤维释放乙酰胆碱。

3. 各级中枢对内脏活动的调节

脊髓控制一些简单的内脏反射,如排尿、排便、出汗和血管收缩等。但脊髓管理的内脏反射平时经常处于高级中枢神经控制下活动。

脑干中有许多重要的内脏反射中枢,如心血管运动、呼吸、呕吐及吞咽等中枢,对生命活动具有重要意义。

下丘脑是控制内脏活动的高级中枢。下丘脑和大脑皮质、丘脑、脑干保持密切的联系。下丘脑中存在着调节体温、调节饮水与排尿、调节摄食的中枢。并且,通过下丘脑-垂体控制内分泌活动,间接影响内脏活动。

大脑皮质对内脏的控制区主要是边缘皮质。边缘皮质位于大脑两半球内侧面。刺激边缘皮质不同部位可以引起复杂的内脏功能反应。

13.4 人脑

13.4.1 人脑的研究

神经系统除了感觉功能和运动功能以外,还有一些更高级的功能,如学习、记忆、语言和睡眠等。这些功能大都是与神经系统的高级部位,尤其是与大脑密切相关的。人的大脑皮质内有极大数量的神经细胞,分为很多类型,联系很复杂。在神经系统的高级部位,不仅有简单的与生俱来的反射活动,还在后天建立起

许多条件反射。在大脑皮质还长期贮存了大量的信息,而且这些信息又可与其他的信息发生新的联系。这一切构成了神经系统的高级功能的基础。

在20世纪,人们对脑功能的兴趣越来越大,许多不同学科的科学家都来参加脑科学的研究,取得了很多重要的成果,但是没有解决的问题比已经解决的问题还是多得多。21世纪必将有更多的科学家投身于脑科学的研究。

13.4.2 人脑的结构

人的大脑主要包括左、右大脑半球,是中枢神经系统的最高级部分。左、右大脑半球由胼胝体相连。大脑半球表面布满深浅不同的沟,沟之间的隆起部位称为脑回,见图13.15所示,半球上有几条重要的沟:中央沟、外侧沟、顶枕沟和距状沟。这些沟将大脑半球分为4个叶:即中央沟以前、外侧沟以上的额叶,外侧沟以下的颞叶,顶枕沟后方的枕叶,以及外侧沟上方、中央沟和顶枕沟之间的顶叶(图13.19)。

覆盖在大脑半球表面的一层灰质称为大脑皮质,是神经元胞体集中的区域。大脑皮质之下为白质,由大量神经纤维组成,其中包括大脑的回与回之间、叶与叶之间、大脑两半球之间以及大脑皮质与脑干、脊髓之间联系的神经纤维。白质内还有灰质核,这些核靠近脑底部,称为基底核。

大脑约有几百亿神经元,而且神经元与神经元之间又有很复杂的联系。数量如此庞大的神经元以及它们之间的极为复杂的联系是神经系统高级功能的物质基础。

13.4.3 大脑皮质的功能

人的大脑皮质有很多沟回,大大增加了皮质的面积。不同区域的皮质功能是有所分工的。图13.19表示大脑皮质的一些重要中枢。

1860年法国外科医生白洛嘉(Pierre Paul Broca,1824—1880)观察了一个病例,这位患者可以理解语言,但不能说话。他的喉、舌、唇、声带等都没有常规的运动障碍。后来在尸体解剖时发现,患者大脑左半球额叶后部有一鸡蛋大的损伤区,脑组织退化并与脑膜粘连,但右半球正常。这是第一次在人的大脑皮质上得到功能定位的直接证据。现在把这个区称为白洛嘉表达性失语症区,或白洛嘉区。这个控制语言的运动区只存在于大脑左半球皮质,这也是人类大脑左半球皮质优势的第一个证据。后来韦尼克(Carl Wernicke,1848—1905)在1876年又发现人大脑左半球颞叶的后部与顶叶和枕叶相连接处是另一个与语言能力有关的皮质区,现在称为韦尼克区。这个区受损伤的患者可以说话但不能理解语言,即可以听到声音,却不能理解它的意义。后来又发现大脑左半球与语言文字有关的另外几个区域。

20世纪30年代加拿大神经生理学家、神经外科学家潘菲尔德(Wild Penfield)等对人的大脑皮质功能定位进行了大量的研究。他们在进行神经外科手术时,在局部麻醉的条件下用电流刺激患者的大脑皮质,

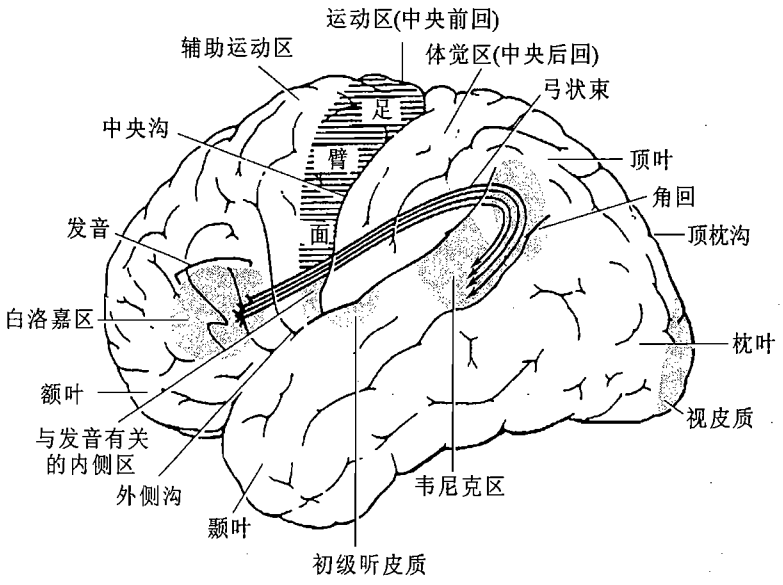


图13.19 人大脑左半球外侧面的功能定位

观察患者的运动反应，询问患者的主观感觉。所得的结果总结在他们所设计的示意图中（图 13.20）。潘菲尔德用电刺激一侧中央前回，一般引起对侧躯体运动；刺激中央前回顶部可以引起下肢的运动，而刺激中央前回的下部却出现头部器官的运动，可见中央前回皮质与躯体呈现对侧的、颠倒的关系。但是，中央前回皮质与头部的关系例外，是双侧和正立的关系。躯体各部分的皮质代表区范围的大小与躯体的各部分大小无关，而与各部分运动功能的灵活性和细致程度有关。例如，5 个手指占据的皮质区域大于躯干部分，这意味着支配该器官的起源神经元更多些。大脑皮质运动区（motor area of the cortex）的损伤，如脑出血、脑血管栓塞会引起相应躯体部位的运动障碍。

与主要运动区（中央前回）相对应的中央后回是大脑皮质躯体感觉区（somatosensory area of the cortex），又称为第一体觉区。用电流刺激第一体觉区时，体表某处有麻木或电麻样感觉。躯体感觉的皮质代表区与躯体表面的关系也类似皮质运动区与躯体各部分肌肉的关系。皮质体觉区除面部代表区是双侧性联系外，其他各部分在皮质的代表区都是对侧性的。下肢的代表区在中央后回的顶部，头面区在中央后回的底部，呈倒立的顺序。但在头面代表区内各部分感觉的代表区却是正立的顺序。皮质代表区的面积与感觉功能的敏感性有关，而与体表面积无关，即感觉灵敏的部位在皮质的代表区大。

主要的视区在大脑皮质枕叶的后部（17 区）。主要的听区在颞叶的上部（41 区）。梨状皮质与嗅觉有关。中央后回下部靠近外侧沟处的面部体觉区与味觉有关。扣带回、海马回等边缘皮质与内脏的复杂的活动有关（图 13.15）。但是在上述这些运动区与感觉区之间还有很大一部分皮层，这些皮质的功能还很不清楚。临床观察和实验资料表明，这些区域的功能是很复杂的。例如，额叶的损伤常常引起个性的改变。

13.4.4 左、右大脑半球的功能特点

19 世纪以后，逐渐形成一种概念，认为大脑两半球相比较，左半球是主半球，优势半球；而右半球是沉默的半球，处于次要地位。

20 世纪 60 年代以后，斯佩里（Roger Wolcott Sperry）对一些因控制癫痫病的扩散而切断胼胝体的“裂脑人”进行了观测，他发现左、右两个大脑半球是有分工的，各有其优势。

通过对裂脑人两个半球的研究表明，一个分离半球所经验的、学习和记忆的事物不能传送给另一个半球。每一个半球有自己的意识、思想和概念，它自己的经验和记忆不可能由另一个半球回忆出来。这些研究

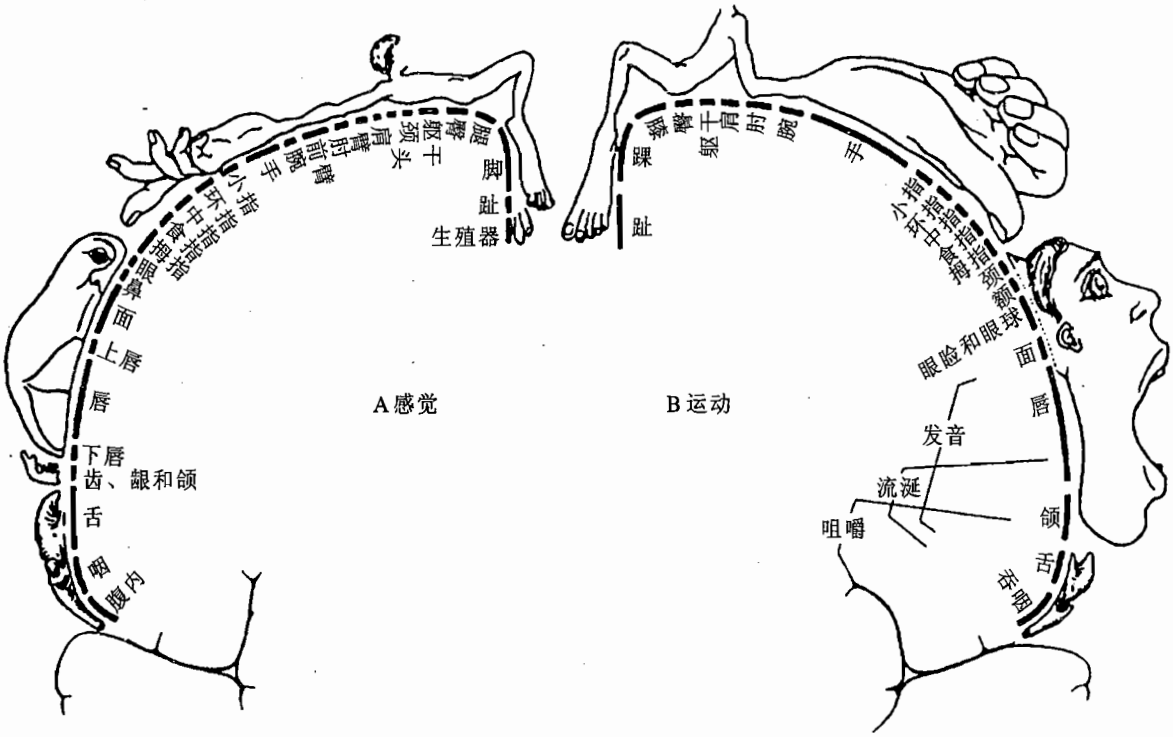


图 13.20 大脑皮质运动区和体觉区与躯体各部分的关系（仿 Penfield，1950）

还发现两个半球功能上的差别(图 13.21)。右半球是不出声的,不能书写的,对语言只能有限的理解。但右半球有高度的智力活动,在某些方面超过左半球。右半球在理解和处理三维图像、形象感知以及识别和记忆音调等方面的能力都比左半球强。左半球在分析时间规式上超过右半球,在判别语言和非语言的声音刺激以及视觉、触觉事件上比右半球的能力强。较强的分析听觉事件的能力是左半球语言优势的基础。

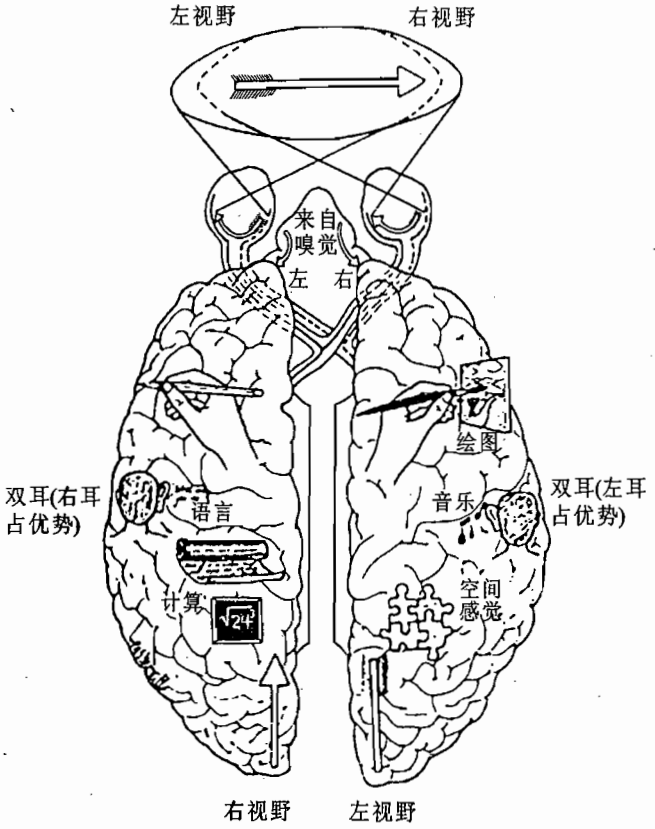


图 13.21 两个大脑半球的功能特化(仿 Sperry)

独立的大脑左半球支配说话、写字、数学计算和抽象推理。在控制神经系统的活动方面,左半球也是执行任务较多,起主导作用的半球。独立的右半球在形象思维、认识空间、理解音乐和理解复杂关系等方面的能力优于左半球。右半球的言语功能较差,几乎没有计算能力,不能领会形容词和动词的含义。斯佩里认为,大脑两半球的功能是高度专门化的,各司其职又互相补充,人的右半球也有许多较高级的功能,人脑左半球占优势的概念,需要补充、修改。

20 世纪 30 年代巴甫洛夫提出人可以分成思想型和艺术型。在那时缺乏支持这种区分的直接证据。斯佩里可能发现了这种区分的基础,也许思想型的人是他们的一般活动多受大脑左半球的控制,而艺术型的人则是右半球更加强而有力。

13.4.5 大脑皮质的电活动

大脑皮质具有独特的电活动。它既有连续的节律性的电位变化,又有由于感受器受到刺激而产生的局部高电位变化。大脑皮质连续的节律性电位变化称为自发脑电活动,它的记录称为脑电图(electroencephalogram,EEG)。脑电流很微弱,在真空管放大器发明以前是无法记录到的。

一般可把脑电节律区分为四种波,即 α 波、β 波、θ 波和 δ 波(图 13.22)。

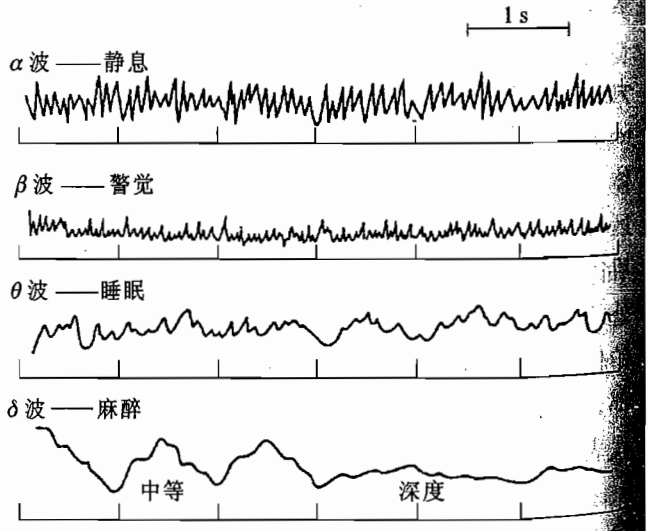


图 13.22 人的脑电图中的几种波形

α 波,频率是 8 ~ 13 次/s,振幅为 25 ~ 100 μV,平均 50 μV。α 波在枕叶最显著,当健康人闭目安静休息时出现,睁眼便消失。

β 波,频率为 14 ~ 30 次/s,振幅为 10 ~ 30 μV,常重合在 α 波上。但 β 波不因光刺激而消失,所以睁眼时 α 波被抑制,则 β 波更明显。

θ 波,低频率(4 ~ 7 次/s),高振幅(100 ~ 150 μV),发生在顶叶与颞叶。睡眠、深度麻醉和缺氧时都可出现。

δ 波,频率更低(0.5 ~ 3 次/s),振幅更高(20 ~ 200 μV),在婴儿或深睡(包括深度麻醉)的成人身上都可发生。有严重脑损伤的患者,包括癫痫、脑外伤、脑肿瘤患者身上也出现 δ 波。

在脑电图上还可记录到振幅 250 μV 以上,波形尖峭的电位,这是癫痫患者痉挛发作时的电位,称为痫

(图 13.23)。

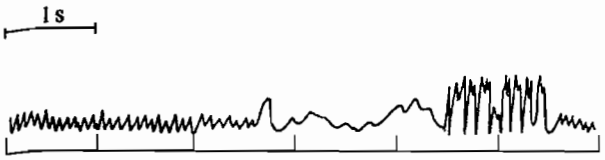


图 13.23 癫痫患者的脑电图

在大脑皮质局部发生疾患或损伤时,这些部位附近的细胞出现异常的电活动,通常是慢波活动。当一侧损伤时,两半球对应部位的对称性遭到破坏,得到不对称的脑电记录。因此,脑电图可以对大脑皮质的局部损伤定位,可以用来探测癫痫病灶、脑肿瘤以及其他的实质性损伤的部位。

13.4.6 觉醒与睡眠

一般认为,睡眠时神经系统的活动全面下降,但实际上,由觉醒到睡眠是两种活动规式的变化而不是整个神经系统活动水平的降低。

睡眠最典型的标志是对感觉刺激的反应下降。

睡眠时,内脏功能普遍下降。心率降低,心输出量减少。在睡眠时,体温的下降比休息时下降的幅度大,呼吸缓慢,通气量下降。

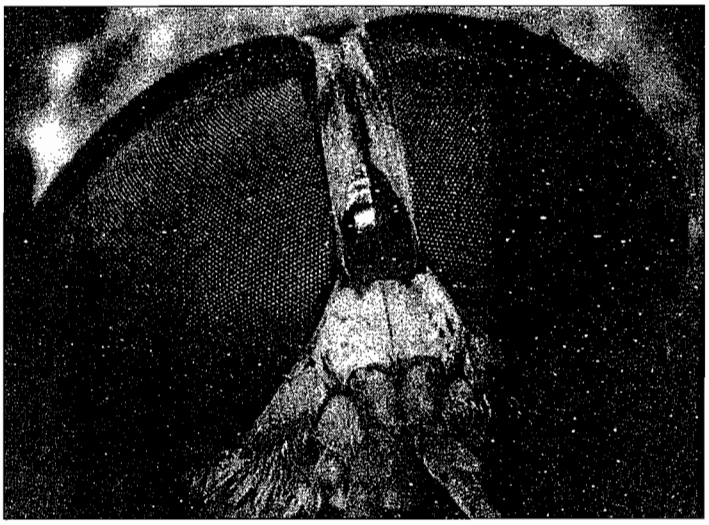
睡眠时,脑电图的变化可分为几个阶段。清醒的受试者的脑电图是低振幅快波。如果闭上眼睛则脑电波逐渐变成 α 波占优势。当睡意渐浓而进入瞌睡状态时,α 波逐渐减弱,大的慢波开始出现。睡眠更深时,梭形波逐渐消失,脑电图主要是大而慢的 δ 波。

思考题

1. 神经细胞的极化状态是怎样产生的?
2. 动作电位是怎样产生的?
3. 神经冲动是怎样在神经细胞之间传递的?
4. 你知道人体有哪些反射?
5. 一位脑出血患者发病时右手、右腿出现运动障碍,后来逐渐康复,只剩下右手手指不能运动。脑出血可能发生在大脑的什么部位?

14 感觉器官与感觉

14.1 感觉的一般特性
14.2 视觉
14.3 听觉与平衡感受
14.4 化学感受性:味觉与嗅觉
14.5 皮肤感觉



蜻蜓的复眼

动物要适应外部环境的变化就必须感受到这些变化,才能作出相应的反应。最简单的单细胞原生生物也能感受外界的多种刺激而发生反应,它们的身体既是接受刺激的感受器,又是发生反应的效应器。变形虫受到针刺后会改变移动的方向,食物也可以将变形虫吸引过来。原生动物中的眼虫虽是单细胞动物,却有感受光刺激的细胞器,眼点。多细胞动物分化出专门接受刺激的感受器细胞,可以分别接受各式各样的刺激。同样,动物也必须感受内部环境的变化相应地调整有关的功能。人和动物体有多种内外感受器接受内外环境变化的刺激,通过传入神经将这些信息传入中枢神经系统。这些刺激有的可以在人的主观意识中引起感觉(sensation)。

人体感受器是多种多样的,有的感受器结构简单,只是感觉神经元的神经末梢;有的是感受器细胞;有的感受器除了感受器细胞外还增加了附属装置,有些附属装置很复杂,形成特殊的感觉器官,如耳和眼。

14.1 感觉的一般特性

14.1.1 感受器细胞起换能器和放大器的作用

我们都已知道,眼睛的感光细胞接受光的刺激,内耳的毛细胞接受振动的刺激,舌头上的味觉细胞接受化学物质的刺激。每种感受器的作用相当于一种换能器,这种换能器对于某一种形式的能量刺激特别敏感,可以将环境中这类能量刺激转换为生物能——感受器上膜电位的变化。当刺激强度加大,膜电位达到阈值时,就会在传入神经上引起一系列的冲动发放。这种敏感性最高的能量形式的刺激,就称为适宜刺激(adequate stimulus)。其他不发生反应或敏感性很低的能量形式的刺激,称为不适宜刺激。

由于感受器对于适宜刺激非常敏感,可以感受到极微弱的能量。经过换能后形成的神经冲动的功率放大了很多倍。因此,感受器除了换能作用外,还有放大的作用。例如,单个红光的光子只有 3×10^{-19} J 的辐射能。然而一个感光细胞受到单个光子刺激可引起的感受器电流约有 5×10^{-14} J 的电能。由此可见感光细胞的输入与输出之间的功率放大至少有 100 000 倍。

14.1.2 感觉的产生与适应

每一类感受器都有一定的传入通路以传导感受器发放的神经冲动。这个传入通路一般都要在中枢神经系统的不同部位换几次神经元。除嗅觉传入通路外,其他感受器传入通路最后一次换神经元都是在丘脑,然后再由丘脑中各自特定神经核发出的神经纤维投射到大脑皮质特定的区域。每个特异性上行传入通路只传导一种特定的感觉,也只有在大脑的特定区域才能产生感觉。

刺激作用于人的感受器最初可以得到清晰的感觉,但是当刺激持续作用时,感觉逐渐减弱,有时甚至消失。这个过程称为感觉的适应(adaptation)。古语云,"入芝兰之室,久而不闻其香;入鲍鱼之肆,久而不闻其臭",就是对感觉适应的描述。适应是主观感觉的复杂变化,它的生理基础首先是感受器发放动作电位的频率降低。

不同感受器适应的快慢不同。触感受器的适应非常迅速,而肌梭、颈动脉窦的压力感受器和痛感受器的适应却很慢。看来适应的快慢与感受器的生理意义有关。如果损伤性刺激尚未取消前痛感受器已停止了痛觉的冲动发放,那么痛觉就失去了它的保护意义。

14.2 视觉

14.2.1 无脊椎动物有3种不同的视觉器官

涡虫的光感受器称为眼杯(eye cup),是最简单的光感受器。眼杯位于涡虫的头部,是由一团色素细胞排列成杯形,感光细胞的一端从杯口伸入杯中,其末端膨大。感光细胞膨大的末端中含有色素分子。这些色素分子能吸收光能产生动作电位,并传送到涡虫的脑(图 14.1)。涡虫的眼杯不能成像,只能检测光的强度与方向,使涡虫能避开强光躲入暗处。

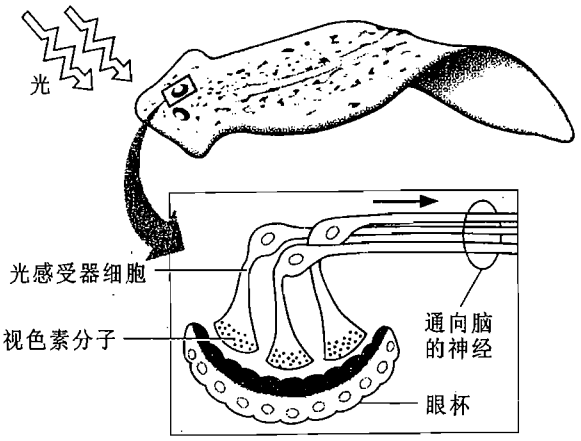


图 14.1 涡虫(仿 Campbell,2000)

许多无脊椎动物,包括龙虾、蟹和昆虫,具有复眼(compound eye)(章前插图)。复眼一般是由几千个结构相同的小眼(ommatidium)构成的。每个小眼的表面是一个六角形的凸出的小单位,称为小眼面。这是小眼的角膜。角膜下面是晶状体。角膜和晶状体都有折光的功能。晶状体之下是小视网膜(retinula),一般由 8 个小视网膜细胞并列成一长束。这些细胞可以感受光线的刺激,并从底部发出轴突将神经冲动传送到脑两侧的视叶。小眼四周有色素细胞包围(图 14.2)。蜜蜂、蝗虫等的各小眼之间被色素细胞所隔离,每一小眼只能接受与它的长轴平行的直射光。这样的复眼所形成的像是镶嵌像。天蛾、萤等的小眼的深部并不完全隔离,斜向射入小眼的光线经过晶状体的折射可到

达邻近的感光细胞，因而可形成重叠的，但不清晰的像。这些复眼所形成的像称为重叠像。

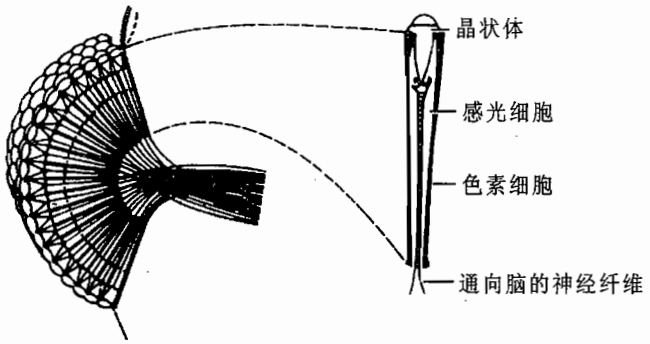


图 14.2 复眼(仿 Schmidt-Nielson, 1995)

无脊椎动物中第三种类型的眼是单透镜眼，它的工作原理与照相机相似。头足类乌贼的眼就是这种类型的(图 14.3)。在这种眼的前端有瞳孔，光线从此射入。瞳孔后面还有虹膜可以调节瞳孔的大小。虹膜之后有一个透镜(晶状体)可以将光线聚焦在视网膜上，而视网膜上有感光细胞，如同照相机的感光胶片。单透镜眼可以产生清晰的不间断的图像，而不是复眼所生成的复合的图像。脊椎动物的眼也是单透镜眼，以下将以人眼为例加以说明。

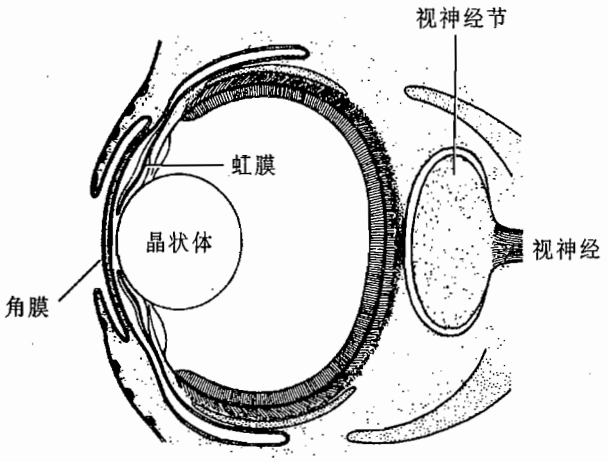


图 14.3 乌贼的单透镜眼(仿 Schmidt-Nielson,1995)

14.2.2 脊椎动物的眼是复杂的光学仪器

以人眼为例来讨论脊椎动物的眼。

眼是人的视觉器官，是人体最重要的感觉器官。人体所接受的外部信息量大部分是通过眼接受的。眼也是人体中最复杂的感觉器官。

人眼接近球形，直径约为 24 mm。眼球壁分 3 层，最外层为巩膜(sclera)和角膜(cornea)，中间层为脉络膜(choroid)，最内层为视网膜(retina)。巩膜是由乳白色结缔组织所组成的，起保护眼的作用。巩膜前端部分是透明的，称为角膜，曲度比其他部分大，外面的光线由此射入眼球，在聚焦光线中起着最重要的作用。中间层脉络膜约占眼的后 2/3 的部分，由丰富的血管和棕黑色的结缔组织所组成，既可供给视网膜营养，又可吸收眼内的光线以防止光的散射。最内层视网膜是感受光刺激的神经组织。在巩膜与角膜交界处有睫状体和虹膜(iris)。不同肤色的人种，虹膜所含的色素也不同。睫状体包括睫状突、睫状小带和睫状肌 3 部分。睫状小带把透明的晶状体(lens)悬挂在虹膜的后方。晶状体与角膜之间充满了澄清的液体，房水(aqueous humor)。晶状体与视网膜之间充满了透明的胶状物质，玻璃体(vitreous humor)。图 14.4 为人眼水平切面图。

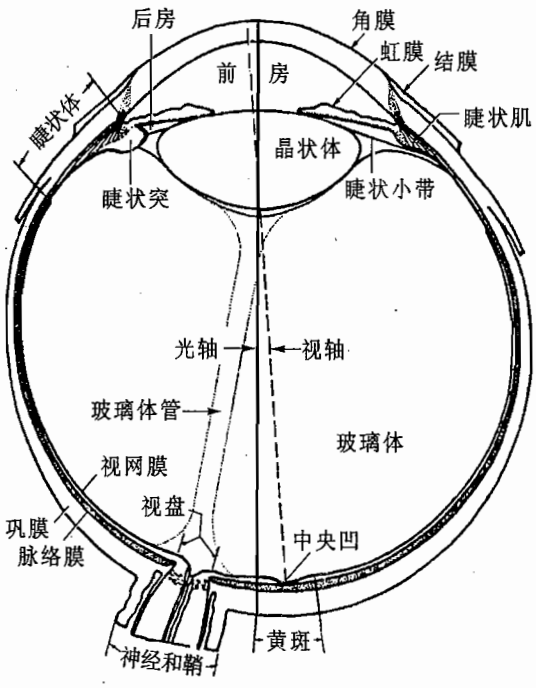


图 14.4 人眼的水平切面图(仿 Walls,1942)

14.2.3 眼的聚焦、调节

光线进入眼到达视网膜要经过 3 个折光面：空气-角膜界面，房水-晶状体界面，晶状体-玻璃体界面，其中空气-角膜界面的折射最强。

正常眼在静息状态时，来自远处的平行光线聚焦在视网膜上。当物体向眼移近时，则来自物体的光线越来越辐散。如果眼的折光系统不变，这些辐散的光

线将聚焦在视网膜之后,视网膜上成像模糊。因此,人眼从看远处物体改换到看近处物体时要进行调节。调节(accommondation)主要是增加晶状体前表面的曲度。晶状体是富有弹性的组织,当看远处物体时,睫状肌舒张,睫状小带由于眼球壁的张力将悬挂其中的晶状体拉成扁平形,来自远处的平行光线恰好聚焦在视网膜上。看近处物体时,睫状肌收缩,使睫状小带舒张,晶状体由于本身的弹性而增加曲度,能使来自近处的辐散的光线聚焦在视网膜上(图 14.5)。

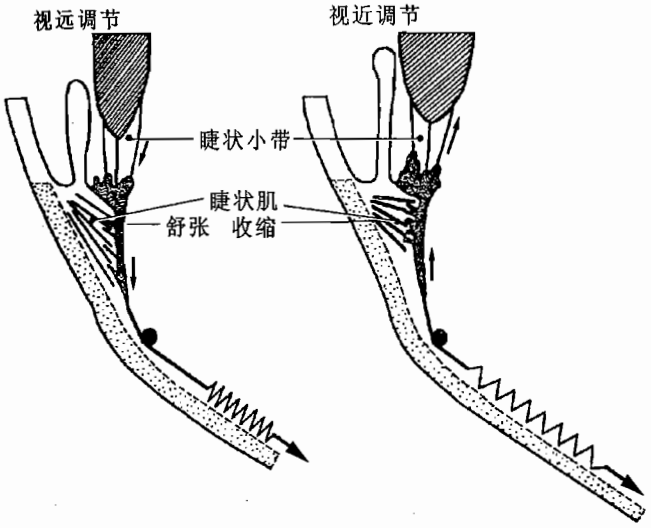


图 14.5 视近调节示意图

当人的年龄到达 45 岁左右时,晶状体的弹性开始迅速减小,看近处物体时虽然睫状肌尽量收缩,睫状小带充分舒张,但晶状体却越来越不能达到正常的曲度,因而成为老视眼。所以中老年人要配带老视镜(凸透镜)才能看清楚近处的物体。

14.2.4 眼的折光异常

正常眼在静息状态时,来自远处物体的平行光线正好聚焦在视网膜上。如果由于眼的折光系统或眼的形状发生异常,平行光线不能聚焦于视网膜上,为异常眼。异常眼主要有 3 种:近视(nearsightedness)、远视(farsightedness)和散光(astigmatism)(图 14.6)。

近视:平行光线聚焦在视网膜的前面,远处物体成像模糊。近视大多数是由于眼的前后径过长,有时是由于角膜的曲度增大。可在眼前加一凹透镜矫正。

远视:平行光线聚焦在视网膜的后面,近处物体成像模糊。远视大多数是由于眼的前后径过短,有时也由于角膜的曲度减小所致。远视可在眼前加一凸透镜

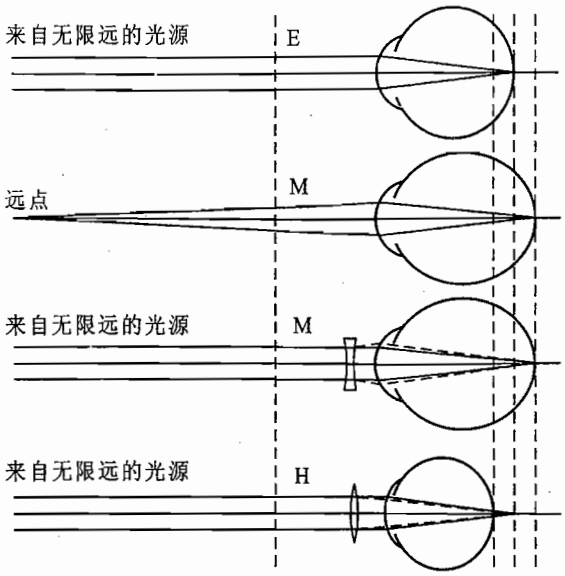


图 14.6 眼的折光异常及其矫正 E. 正常眼。M. 近视眼。H. 远视眼。虚线表示矫正透镜的作用(仿 Ruch,1960)

增加折光率矫正。

散光:多数是由于角膜表面经线和纬线的曲度不一致造成的。因此,从不同经纬线方向射入的光线不能全部聚焦在视网膜上,造成视像模糊和歪曲,可用圆柱形透镜矫正。

14.2.5 感光细胞:视锥与视杆

视网膜的厚度只有 0.1 ~ 0.5 mm,但结构十分复杂。其主要细胞层可粗分为 4 层(图 14.7)。

视网膜的最外层是色素细胞层,内含黑色素颗粒和维生素 A,对感光细胞有营养和保护作用。第二层为感光细胞层,人的感光细胞可分为视锥细胞(cone)和视杆细胞(rod)两种。感光细胞的外段含有特殊的感光色素,在感光换能中起重要作用。视杆细胞外段呈长杆状,视锥细胞外段呈圆锥状。两种感光细胞都和第三层的双极细胞的突触联系,双极细胞再和第四层的神经节细胞联系。此外,在视网膜中还有一些横向联系的细胞。神经节细胞发出的轴突先在视网膜内表面聚合成束,然后从眼的后极穿过视网膜离开眼球,这个部位称为视盘(图 14.4)。视盘没有感光细胞,因而不感光,如果外界物体的像正好投射在这一区域便会看不到,是生理上的盲点(blind spot)。视网膜各部分的结构并不完全相同。眼球后极稍偏外侧的视网膜上有直径为 1.5mm 的黄色色素区,称为黄斑。黄斑中央有一个直径为0.5 mm的小凹,中央凹(fovea)。这

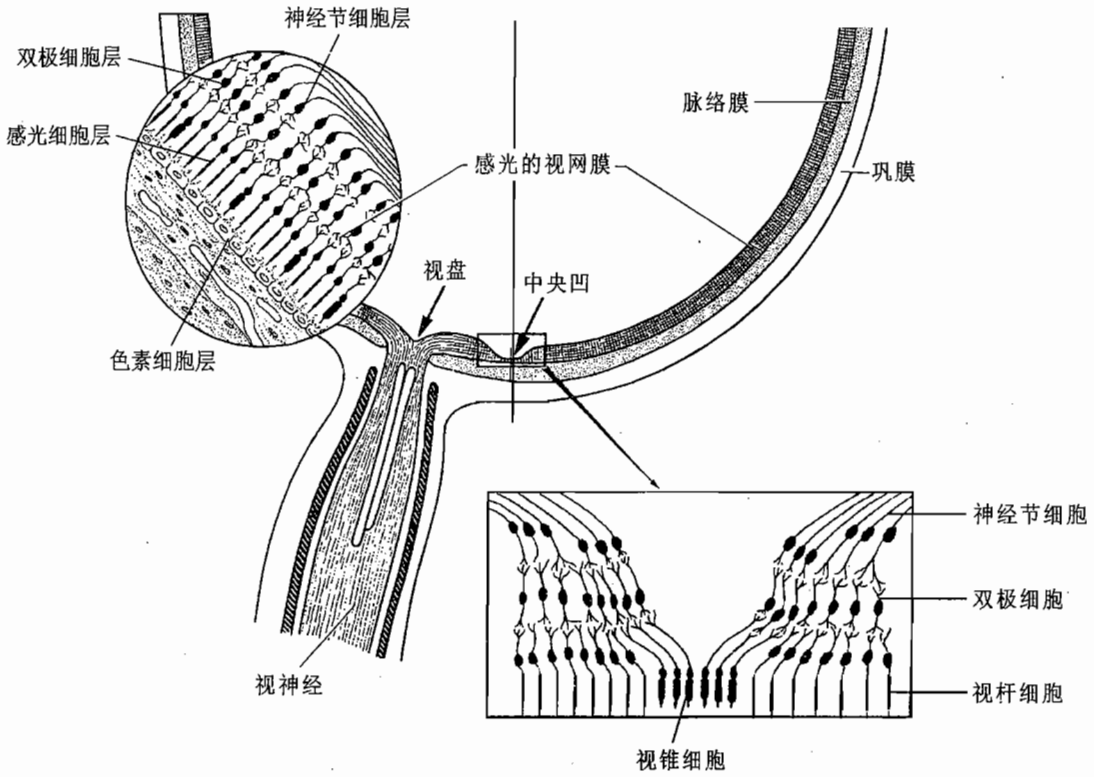


图 14.7 视网膜细胞的排列(仿 Junqueira,1980)

里视网膜极薄,只有密集的视锥细胞,没有视杆细胞。第三层的双极细胞和第四层的神经节细胞都偏移到旁边,减少对光线的阻挡,使光线直接作用于感光细胞上。在中央凹,每一个视锥细胞与一个双极细胞相联,一个双极细胞再联到一个神经节细胞上,形成了从视锥细胞到大脑的专线联系。这种特殊的结构是与中央凹的精细的视觉功能相适应的。从中央凹到视网膜的边缘部分,视锥细胞迅速减少,而视杆细胞迅速增多,双极细胞层与神经节细胞层增厚,许多视杆细胞和视锥细胞与一个双极细胞相联,而许多双极细胞又与一个神经节细胞相联。在边缘部分,每个神经节细胞可与 250 个感光细胞相联(图 14.7)。

14.2.6 感光色素的光化学反应

现已知道视杆细胞外段中的感光色素是视紫红质(rhodopsin)。视紫红质由视蛋白和视黄醛组成,视蛋白镶嵌在外段的细胞膜上。光作用于视紫红质的反应可以概括如下:

$$\text{视紫红质} \underset{\text{黑暗}}{\overset{\text{光}}{\rightleftharpoons}} \text{视黄醛} + \text{视蛋白}$$

$$\text{视黄醛} \rightleftharpoons \text{视黄醇}$$

在无光的情况下,视蛋白与视黄醛紧密结合在一起,视黄醛嵌在视蛋白中。接受光的作用后,视黄醛构型有了变化,不再嵌在视蛋白中了,视蛋白构型也有了变化。由此引起膜电位的改变,通过双极细胞,最终引起视神经的冲动发放。黑暗的条件下,视蛋白和视黄醛恢复原来的构型与紧密结合关系,又合成为视紫红质。在此过程中可能损耗部分视黄醛,耗损的部分由色素上皮细胞中的视黄醇(维生素 A_1)来补充。色素上皮细胞主动从血液取得维生素 A_1。如果营养不良,缺乏维生素 A_1 就会影响视黄醛的补充和视紫红质的再合成。因而,视杆细胞不能发生正常的光化学反应,光敏感度下降,在傍晚和夜间看不清物体,这种病称为夜盲症。

14.2.7 人是怎样区分不同的颜色的

在人眼的视网膜中有 3 种视锥细胞,每一种视锥细胞含有一种感光色素,分别对蓝光、绿光和黄光最敏感。不同颜色的光刺激这 3 种感光细胞时引起的兴奋程度不同,传入大脑后产生相应的不同的色觉。

色觉异常有两类,即色弱(color anomaly)和色盲(color blindness)。色弱是对红或绿的分辨能力降低。这是由遗传因素或健康状况不良所造成的。色盲包括

全色盲和部分色盲。全色盲患者只能分辨明暗,不能分辨颜色。这类色盲很少见。部分色盲多为红色盲或绿色盲。红色盲患者不能分辨红色与绿色,绿色盲患者不能分辨绿色。红、绿色盲是高度伴性遗传的。据一项调查,约有 8% 的男性和 0.5% 的女性有某种程度的色盲或色弱。色盲基因在 X 染色体上,是隐性遗传。如果父亲是色盲患者,其女携带色盲基因,但不表现出来。其外孙如果接受的是携带色盲基因的 X 染色体也会是色盲患者。在女性中若出现色盲,则其父母双方都携带色盲基因,并遗传给她。

14.3 听觉与平衡感受

14.3.1 外耳和中耳的传音作用

听觉的外周感受器是耳。人耳由外耳(outer ear)、中耳(middle ear)和内耳(inner ear)组成(图 14.8)。人耳的适宜刺激是一定频率范围内(16 ~ 20 000 次/s)的空气疏密波——声波的振动。

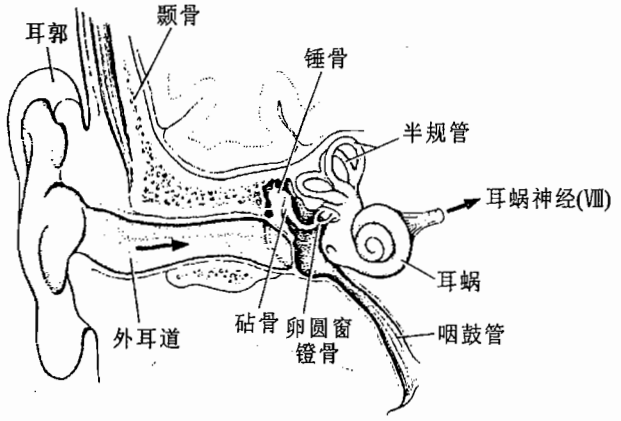


图 14.8 耳的结构(仿 Beck,1971)

声波从体外传入外耳道(auditory canal),使外耳道顶端的鼓膜(eardrum)振动(图 14.9)。鼓膜的振动又推动了中耳中 3 块听小骨:锤骨(hammer)、砧骨(anvil)和镫骨(stirrup)。最后,镫骨通过卵圆窗(oval window)把振动传送给内耳中的液体。振动通过鼓膜听骨系统后可以增强外来的压力,首先因为 3 块听小骨构成一套杠杆装置,使得在镫骨处的力比在鼓膜处大;其次,鼓膜的有效振动面积大于镫骨的有效振动面积。总的压力的增益可达 17 ~ 21 倍。因此,声波的能量可以有效地传入内耳液中。

内耳是一个封闭的小室,其中的液体实际上是不可压缩的。当镫骨向卵圆窗内移动时,正圆窗就要向外鼓出来,这样,声音的压力波才能穿过内耳液,使耳蜗结构发生位移。

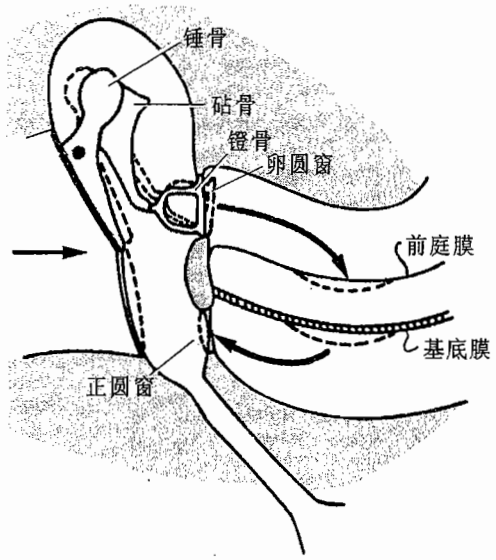


图 14.9 鼓膜振动经听骨传递到耳蜗的图解(仿 Ganong,1965)

中耳经咽鼓管通咽部,并由此与大气相通,使鼓膜两侧的压力相等。咽鼓管在鼻咽部的开口通常处于闭合状态,吞咽、打呵欠、打喷嚏时打开。在气压急剧变化时(如飞机起飞或降落时),中耳气压与大气压不相等,鼓膜振动受阻,听觉受影响。当鼓膜两侧压力差太大时,可引起鼓膜剧烈疼痛,及时主动吞咽可以打开咽鼓管,消除鼓膜两侧的压力差。

14.3.2 声波在耳中转变为动作电位

耳蜗(cochlea)是内耳的听觉部分,藏在骨质螺旋形管道中。人的耳蜗管道长约 30 mm,形似蜗牛壳,底部直径约 9 mm,高约 5 mm。耳蜗内由膜质管道(蜗管)分成两部分,蜗管之上是前庭阶,蜗管之下是鼓阶。这两部分都充满外淋巴。蜗管类似直角三角形,斜边是前庭膜,底边为基底膜(basilar membrane),蜗管中充满内淋巴液(图 14.10)。基底膜在耳蜗底部狭窄,约0.04 mm,在顶部最宽,约 0.5 mm。基底膜上有螺旋器(spiral organ)(图 14.11),其中有毛细胞(hair cell)。一端游离的胶冻状的覆膜盖在螺旋器之上,与毛细胞的纤毛接触。第Ⅷ脑神经的耳蜗支成树状分支包围毛细胞的底部。

耳蜗如何感受声音呢?目前认为,当镫骨在卵圆窗

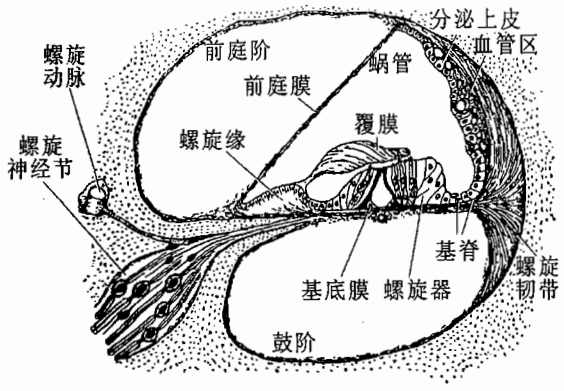


图 14.10 蜗管的结构(仿 Ruch,1960)

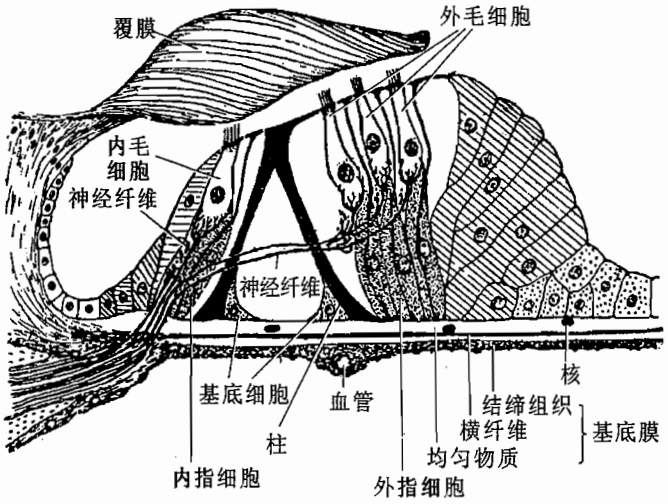


图 14.11 螺旋器(仿 Ruch,1960)

振动时,使耳蜗发生振动,沿着蜗管引起一个行波,行波沿着基底膜由耳蜗底部向顶部传播,就像人在抖动一条绸带时,有行波沿着绸带向远端传播一样(图 14.12)。频率不同时,行波所能到达的部位和最大行波振幅出现的部位有所不同。高频率振动引起的基底膜振动只限于卵圆窗附近,不能传多远;频率越低的振动引起的行波传播越远,最大振幅出现的部位越靠近基底膜顶部。当基底膜振动时,由于基底膜和覆膜的支点位置不同,使螺旋器与覆膜之间发生相对位移,使毛细胞上的纤毛弯曲,引起毛细胞上离子通透性的改变,最终导致听神经上冲动的发放。基底膜最大位移处毛细胞受到的刺激最大,相联的听神经也会有更多的冲动发放。不同部位的听神经发放冲动会引起不同的音调感觉。耳蜗底部感受高音调,中部感受中等频率的声音,顶部感受低音调。

14.3.3 由动作电位到声音

听觉的神经通路是复杂的。声波在耳中转变为听

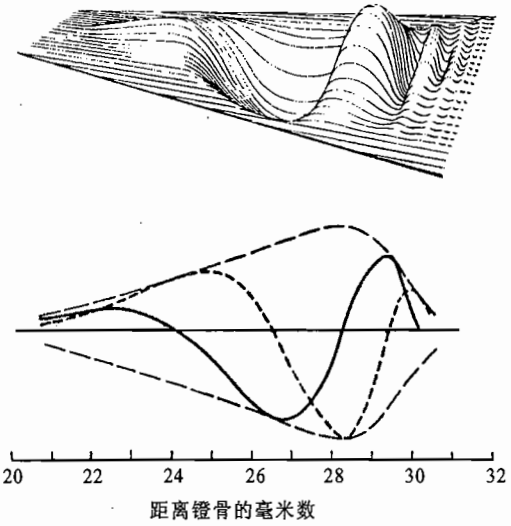


图 14.12 行波(仿 Bekesy,1947)

神经上的冲动发放,传入延髓。从延髓发出的纤维上行止于中脑的下丘以及后丘脑的内侧膝状体。从内侧膝状体发出的纤维达到大脑皮质听区,在大脑皮质听区产生听觉。人的听皮质包括 41 区和 42 区(在外侧沟内)、22 区(外侧沟附近)(图 13.15)。

14.3.4 听觉障碍

人的听觉障碍可分 3 类:

(1) 传导性聋 听觉障碍来自外耳和中耳。外耳道堵塞、鼓膜瘢痕和听骨的运动障碍都可造成听力减退甚至耳聋。

(2) 感音性聋 由于螺旋器和耳蜗神经损伤引起的听觉障碍。老年人由于动脉硬化和环境噪声往往使耳蜗底部的毛细胞和神经发生病变,造成对高音的障碍。长期使用某些抗生素(如链霉素、卡那霉素等)会损害毛细胞导致听力减退甚至耳聋。

(3) 中枢性聋 听神经通路、各级听觉中枢、大脑皮质病变造成的听觉障碍。

14.3.5 内耳中的平衡器官

前庭器是感受身体运动和头部位置的感受器,包括内耳中除耳蜗以外的 3 个半规管(semicircular canal)、椭圆囊(utricle)和球囊(saccule)(图 14.13)。

3 个半规管形状大致相似。每个半规管约占 2/3 圆周,均有一相对膨大的壶腹。3 个半规管各处于一个平面上,这 3 个平面又都互相垂直,形成一个立体坐标。壶腹内有壶腹嵴,它的位置和半规管的长轴垂直。

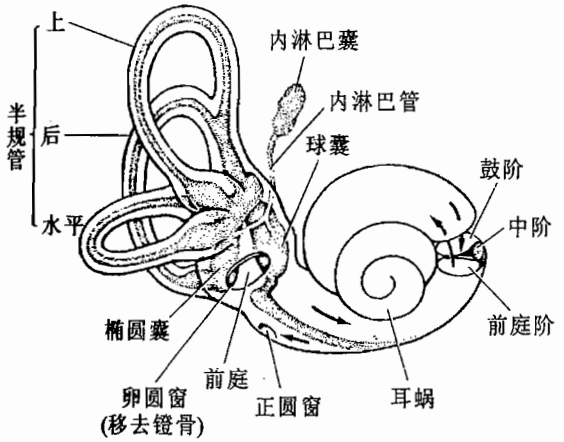


图 14.13 前庭器(仿 Beck,1971)

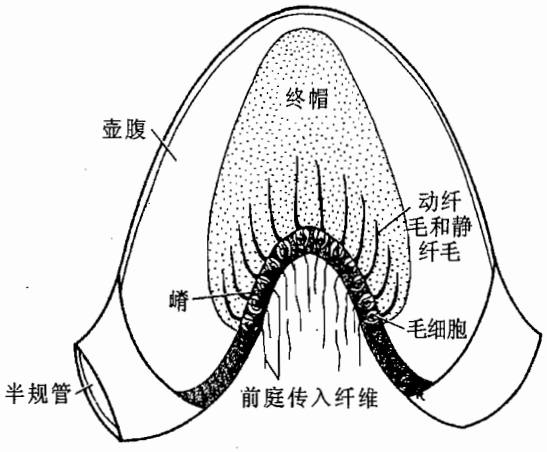
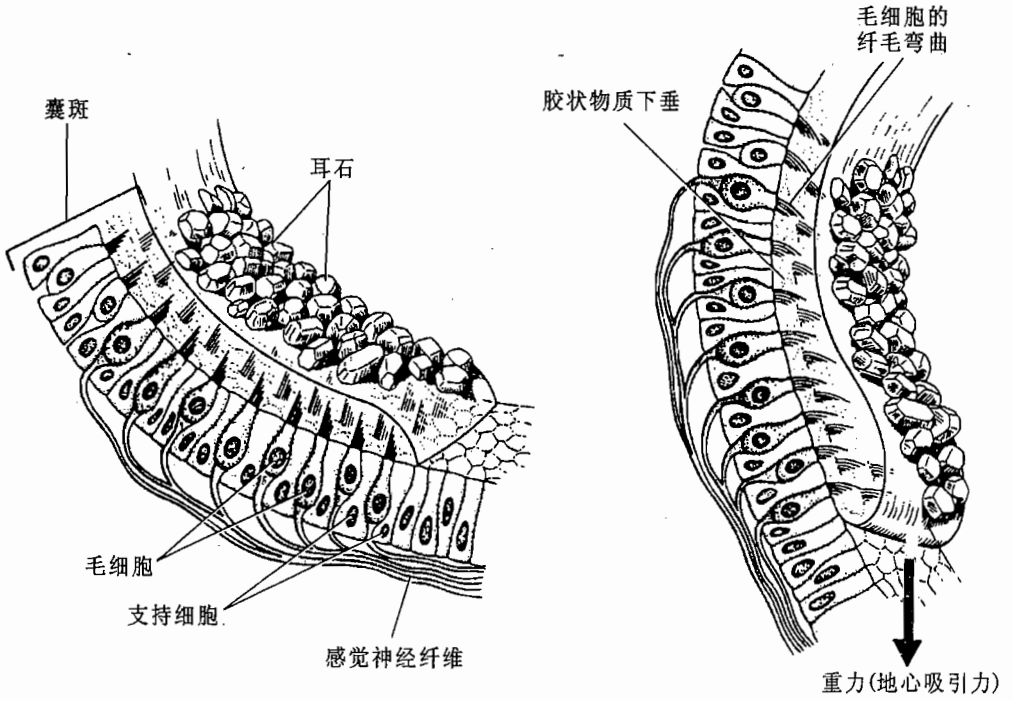


图 14.14 半规管壶腹中的平衡感受器

在壶腹嵴中有一排毛细胞,面对管腔,而毛细胞顶部的毛又都埋植在一种胶质性的圆顶形终帽之内。终帽横贯壶腹,形成壶腹内壁的活塞状密封垫。半规管及其壶腹内充满内淋巴。图 14.14 为半规管壶腹的结构模式图。半规管的适宜刺激是旋转加速度。这是由于内淋巴与半规管之间在旋转开始时或旋转停止时,出现相对位移的结果。头部的运动至少会引起一个半规管中内淋巴的运动。这种运动会使终帽偏转,刺激毛细胞。毛细胞释放神经递质兴奋传入神经元。传入神经元发放神经冲动到脑,通报身体和头部的旋转运动。

椭圆囊和球囊是感受身体静止和直线加速度运动状况的感受器,因其内有耳石,因此又称耳石器官。两个囊内都有囊斑。囊斑上有毛细胞。毛细胞上覆盖着耳石膜。耳石膜由胶状物质和许多碳酸钙结晶(耳石)组成。毛细胞的纤毛插入耳石膜中。耳石相对密度(比重)大于内淋巴。当头部处于不同方向的位置时,耳石受重力作用,耳石膜向不同方向不同程度地牵拉毛细胞的纤毛,于是刺激了毛细胞。毛细胞兴奋后,引起冲动发放,经传入神经传到前庭神经核,反射性地引起肌紧张的变化,从而维持身体的平衡(图 14.15)。



(a) 头部垂直　　(b) 头部向前弯

图 14.15 头部处于不同位置时对耳石膜的影响(仿 DeWitt,1989)

14.4 化学感受性:味觉与嗅觉

14.4.1 味觉

化学感受性(chemoreception)是指感受器对溶于水的化学物质的感受功能。味感受器细胞感受溶解的离子或分子的刺激,而嗅感受器细胞的表面有一层黏液,挥发的气体分子必须先溶于这层黏液再刺激嗅感受器细胞,所以两种感受功能之间没有本质的差别。

人的味感受器是味蕾(taste bud),大多数集中在舌乳头中,而乳头主要分布在舌的背面,特别是舌尖和舌的侧面。味蕾由感受器细胞(味觉细胞)和支持细胞组成,感觉神经末梢包围在感受器细胞的周围,可将味觉冲动传入中枢(图 14.16)。面神经的鼓索支支配舌前 2/3 的味蕾,而舌后 1/3 的味蕾由舌咽神经分支支配。味觉可分为甜、酸、苦、咸 4 种基本味觉。味觉的敏感性在舌面各部分是有差别的。舌尖对甜、咸最敏感,对苦、酸也敏感。舌的外侧对酸最敏感,舌根对苦最敏感。

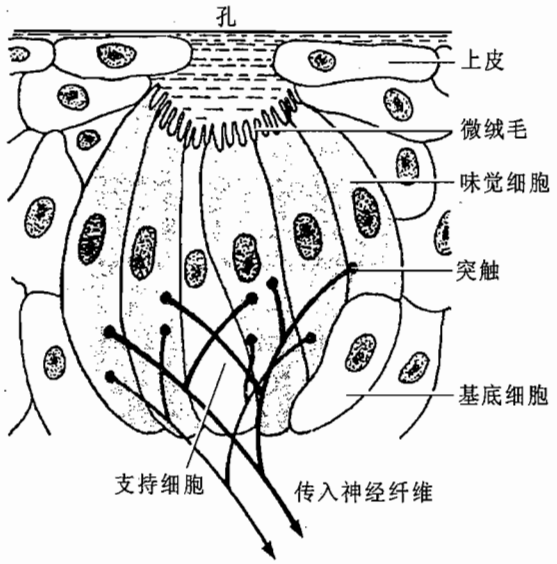


图 14.16 味蕾(仿 Junqueira,1980)

14.4.2 嗅觉

人的嗅细胞存在于鼻腔中的上鼻道背侧的鼻黏膜中,所占面积只有几平方厘米。平静呼吸时,进入鼻孔的空气很少到达嗅细胞所处的部位,急促的吸气可以使一部分空气进入这个隐蔽部位。因此,我们要分辨某种气味时,常常快吸一口气,使空气中的某些气味物质的分子到达上鼻道刺激嗅细胞。嗅细胞是一种胞体为卵圆形的双极神经元(图 14.17),外端伸出 5 ~ 6 根嗅纤毛,内端变细成为无髓鞘神经纤维,穿过筛板到达嗅球。嗅细胞起着感受刺激和传导冲动的双重作用。嗅纤毛是嗅细胞中感受气味分子刺激的部位。气味分子先被黏液吸收,然后扩散到纤毛处与膜受体结合,引起膜电导增加,通道开放,正离子内流,从而产生去极化的感受器电位。

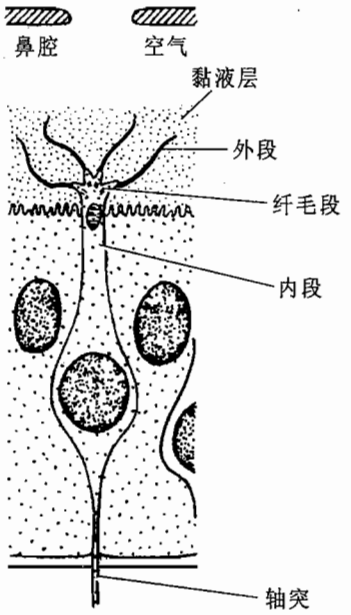


图 14.17 嗅细胞

人的嗅觉敏感性相当高,例如,可以察觉每升空气中仅有 0.000 01 mg 的人造麝香或 0.000 000 04 mg 的硫醇。但与其他哺乳动物比较,人和猿猴都属于嗅觉不发达的钝嗅觉类,而其他种类的哺乳动物属于嗅觉高度发达的敏嗅觉类,例如,狗的嗅觉敏感性就比人高得多。

14.5 皮肤感觉

14.5.1 触觉

皮肤感觉主要包括触(压)觉、温度觉、痛觉等。皮肤感受器(skin receptor)呈点状分布,每种感觉都有相应的感觉点。

如果用一根较硬的毛发轻触皮肤,可以发现触觉

的点状分布。在有毛区域往往可以在毛根的旁边找到感受触觉的“点”。在毛根的周围有裸露的神经末梢围绕,由于杠杆的作用,触到毛发的力被放大了许多倍,增加了敏感性。在无毛区域的真皮中还有一种触觉小体,在皮下组织中有一种环层小体,这些也是触感受器(图 14.18)。在皮肤两点同时给予机械刺激,如果两点之间的距离足够大,会感到两个独立的接触点,如果距离缩小到一定的程度,就会感到只是一个点。皮肤感觉能分辨出两个点的最小距离称为两点阈。人体各部位触觉的两点阈有很大的差别,背、大腿、上臂等部位的两点阈较大,约 60 ~ 70 mm,而舌尖、指尖、嘴唇等部位最小,只有数毫米。

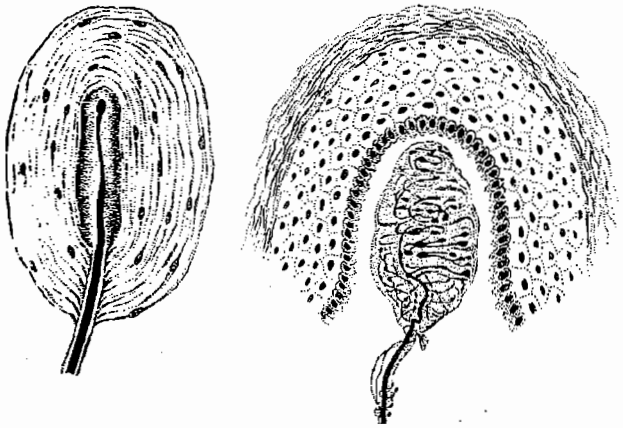


图 14.18 触感受器 (a) 环层小体。(b) 触觉小体(引自 Junqueira,1980)

14.5.2 温度觉

皮肤和舌的上表面上有两种温度感受器,有的在温度升高时发放频率增加(温感受器),有的在温度降低时发放频率增加(冷感受器)。这两种感受器都呈点状分布。冷感受器多于温感受器。在面部皮肤上冷感受器每平方厘米约有 16 ~ 19 个,而温感受器只有几个。这两种感受器的适宜刺激都是热量的变化。它们实际感受的是皮肤上热量丧失或获得的速率。因此,当手与温度同样都是 10 ℃ 的铁块和木材接触时并不感到同样的冷,而是铁块更冷些。这是因为铁块的热容量大,传热快,从皮肤上带走热量更快些。

14.5.3 痛觉

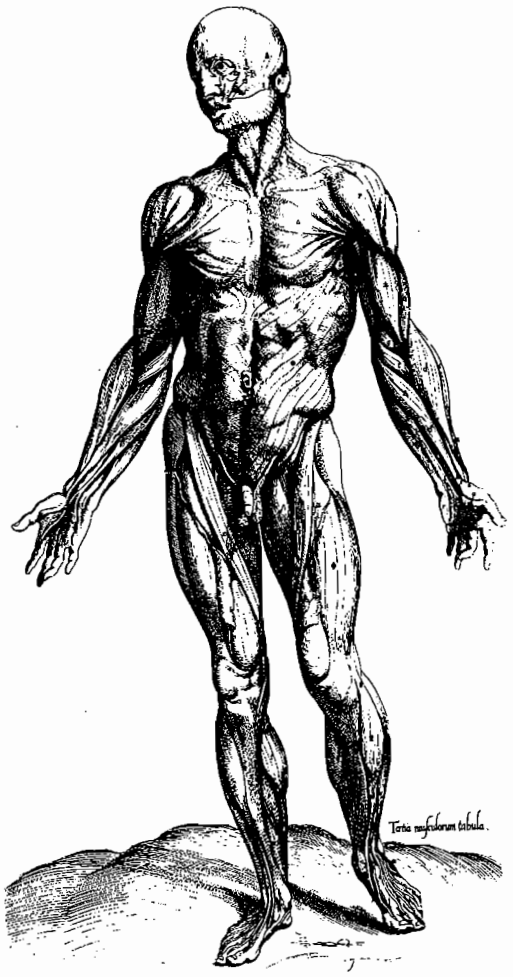
痛觉(pain sensation)不单是由一种刺激引起的,电、机械、过热和过冷、化学刺激等都可以引起痛觉。这些刺激的共性都是能使机体发生损伤。所以可以把痛觉称为伤害感受性(nociception),也就是对有害因素的敏感性。痛觉的功能是保护性的,几乎不产生适应,在有害刺激持续作用的时间内一直发生反应,直到刺激停止。痛刺激引起肌体产生一系列保护性反射,如肾上腺素分泌、血糖增加和血压上升、血液凝固加快等。一般认为痛感受器是表皮下的游离神经末梢。痛觉末梢不止分布在皮肤上,实际上分布在全身很多的组织中。除了皮肤痛以外,还有来自肌肉、肌腱、关节等处的深部痛和来自内脏的内脏痛。

思考题

1. 测试你自己的盲点。
2. 测试人体不同部位的两点阈。
3. 讨论感觉与刺激的关系。
4. 比较人眼与照相机的异同。
5. 空气的振动是怎样转变成听觉的?

15 动物如何运动

15.1 动物的骨骼
15.2 人类的骨骼
15.3 肌肉与肌肉收缩
15.4 骨骼与肌肉在运动中的相互作用



维萨里所绘的人体肌肉系统

运动是动物区别于植物的最显著的特征之一。某些植物，特别是某些低等植物也能进行某种形式的运动。但作为普遍的特征，动物是能运动的生物，而植物一般是不能运动的。许多动物的运动需要三套器官系统的紧密配合。神经系统在发起运动中起关键的作用，它下达指令给肌肉系统，引起肌肉收缩。然而肌肉收缩所产生的力作用于骨骼系统才能产生躯体的运动。

动物运动的形式很多，本章主要讨论脊椎动物骨骼与肌肉的形态、功能，以及它们如何相互作用产生运动。

15.1 动物的骨骼

15.1.1 多种类型的骨骼

动物的骨骼具有多种功能。动物没有骨骼就不能运动。绝大多数陆上动物如果没有骨骼的支撑就会塌下来,不能维持它们的形态。即使在水中的动物如果失去骨骼的支撑也会变形。骨骼还有保护动物内部器官(如脑、内脏等)的作用。

骨骼可分三类:液压骨骼(hydrostatic skeleton)、外骨骼(exoskeleton)和内骨骼(endoskeleton)。

液压骨骼是最简单的骨骼。它完全不同于我们熟悉的由坚硬物质构成的骨骼。它是在密闭的体内腔室中充满液体所形成的,好像一个橡皮气球灌满水以后将出口结扎便可以挺立起来一样。在刺胞动物、扁形动物、线虫动物和环节动物中都存在液压骨骼。这些动物通过肌肉收缩改变充满液体的腔室的形状,使动物运动或改变体形。例如,水螅关闭口部并使体壁上的收缩细胞收缩,导致消化循环腔(胃水管腔)收缩。由于水的体积不能压缩,消化循环腔的直径缩小就会使体腔和触手伸长(图 15.1)。蚯蚓一类的环节动物的体腔被分隔成一节一节的,各节的体壁上有环行肌和纵行肌。环节动物可以使这两种肌肉分别收缩以改变各节的形状。因此,液压骨骼使环节动物通过蠕动而向前运动(图 15.2)。

外骨骼是包裹在动物体表的坚硬的外壳。例如,大多数软体动物的体外都有由外套膜分泌形成的钙质壳。节肢动物的外骨骼是由表皮分泌的含几丁质的角质层。

内骨骼是在动物软组织内的坚硬的支撑物。海绵动物体内有坚硬的骨针。棘皮动物在皮下有坚硬的骨片。海胆的内骨骼是紧密连接的骨片,而海星的骨片连接较松,动物可以改变其臂的形状。脊索动物的内骨骼是由骨和软骨构成的。

15.1.2 脊椎动物的骨骼系统

脊椎动物是脊索动物门中的一个亚门,又是结构最复杂、进化程度最高的亚门。脊椎动物的骨骼系统有明显的特征:有明显的头骨以保护头部的中枢神经系统;脊椎代替了脊索,成为身体的主要支持结构;除圆口类外,都有上、下颌骨;除圆口类外都有成对的附肢骨。现以人类的骨骼为代表来说明有关骨骼的问题。

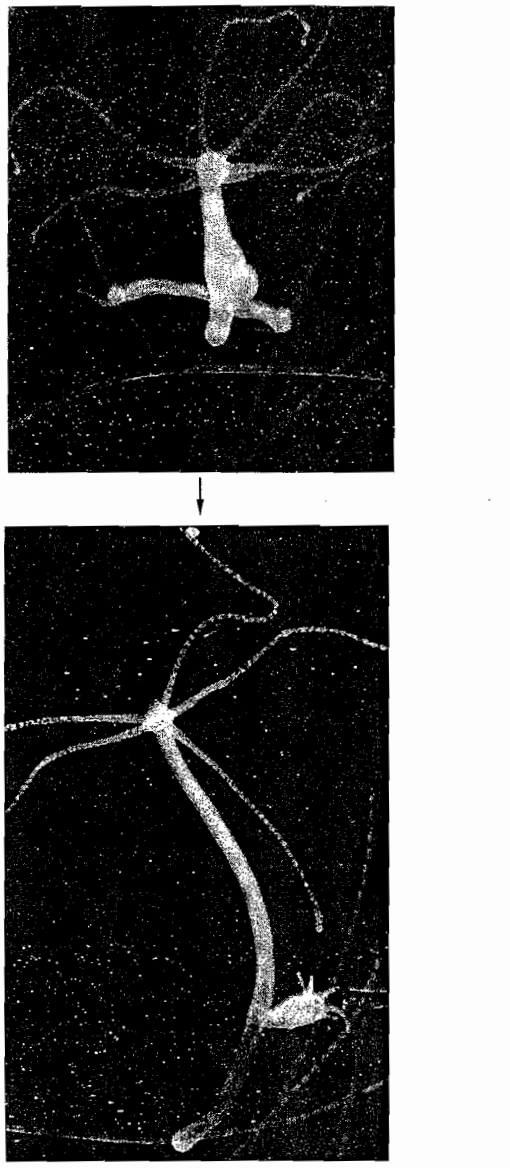


图 15.1 水螅的伸长运动(引自 Campbell 等,1997)

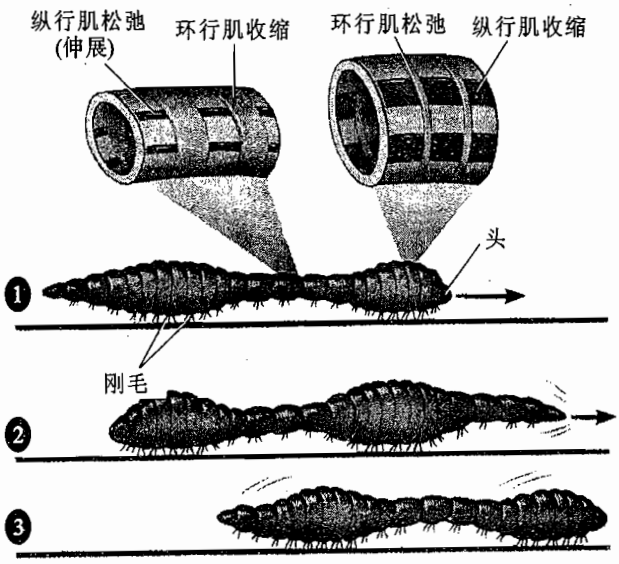


图 15.2 蚯蚓的蠕动(引自 Campbell 等,2000)

15.2 人类的骨骼

15.2.1 人类骨骼的组成

人体全身共有骨 206 块，约占成年人体重的 20%，由骨连接结合成骨骼。骨骼按其所在部位可分为颅骨、躯干骨和四肢骨(图 15.3)。

颅骨包括脑颅骨、面颅骨和内耳中的听小骨共 29 块。脑颅骨围成颅腔，颅腔的形态与脑的形态相适应，有保护脑的作用。

面颅骨的各骨形状各异，分别围成眼眶、鼻腔和口腔。有些围绕鼻腔的面颅骨骨内有充气的腔隙，称为窦。这些窦中有 4 对与鼻腔相通，一对与中耳相通。

躯干骨包括脊柱、胸骨和肋骨，共 51 块。其中骶骨由 5 块骶椎骨愈合而成，尾骨由几块尾椎骨愈合而成。

脊柱由颈椎(7)、胸椎(12)和腰椎(5)共 24 块椎骨，再加骶骨和尾骨连接而成。各部分的椎骨形状大小各有不同，但每块椎骨都有共同的结构，即椎体和椎弓两部分，并围成椎孔(图 15.4)。各个脊椎的椎孔连接成椎管，脊髓就在其中。

脊髓发出的脊神经从相邻椎骨的椎间孔穿过。各节椎骨由椎间盘连接。脊柱是人体躯干的支柱，必须既坚固而又有一定的弹性，脊椎与椎间盘的结构就适应了这种要求。椎间盘坚固且富弹性，可以承受压力，减缓冲击。胸椎间盘较薄，活动性小；腰椎间盘厚，活动性大，如杂技演员的表演主要靠腰功。成年人脊柱由于过度劳损，可形成椎间盘突出症，压迫脊髓或脊神经根。

人体的脊柱并不是直的，共有 4 个弯曲：颈曲和腰曲凸向前，胸曲和骶曲凸向后，加大了胸腔和盆腔容积，并使得人体的重力线仍维持在足部中心区域，增加了身体站立的稳定程度。此外，弯曲的脊柱起着弹簧作用，减少行走时振动对脑的冲击。

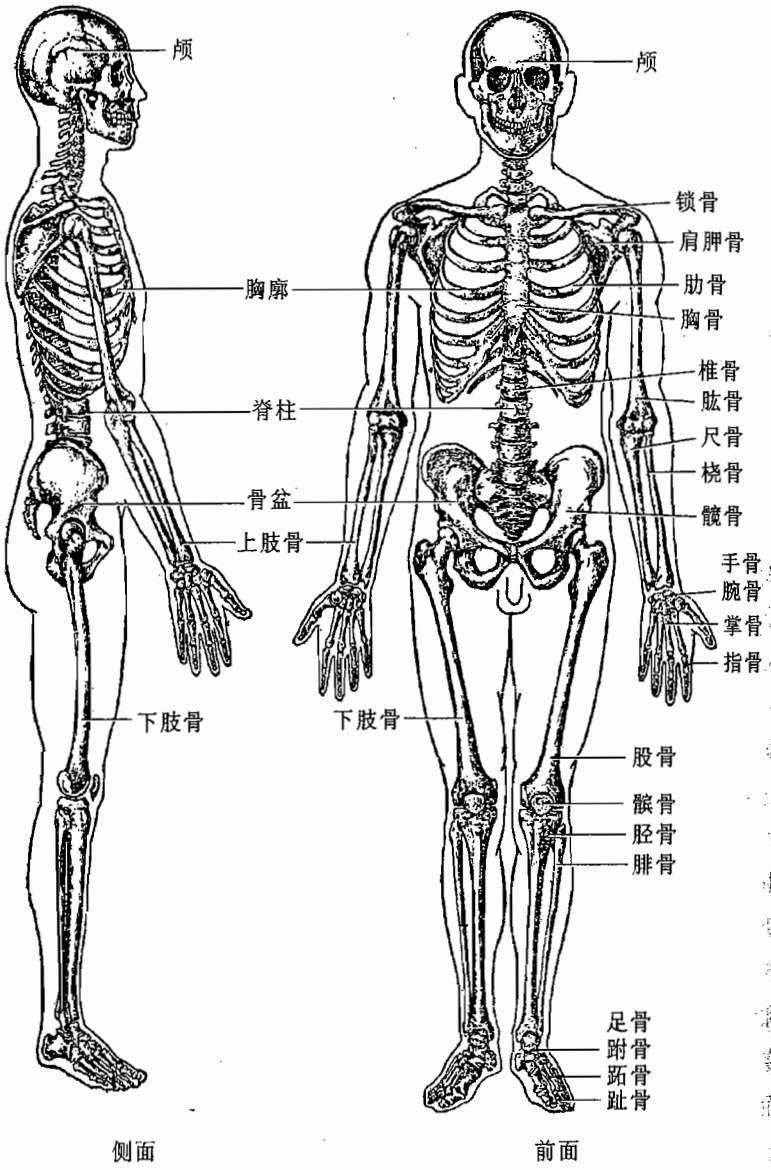


图 15.3 人体的骨骼系统(引自北京师范大学等，1981)

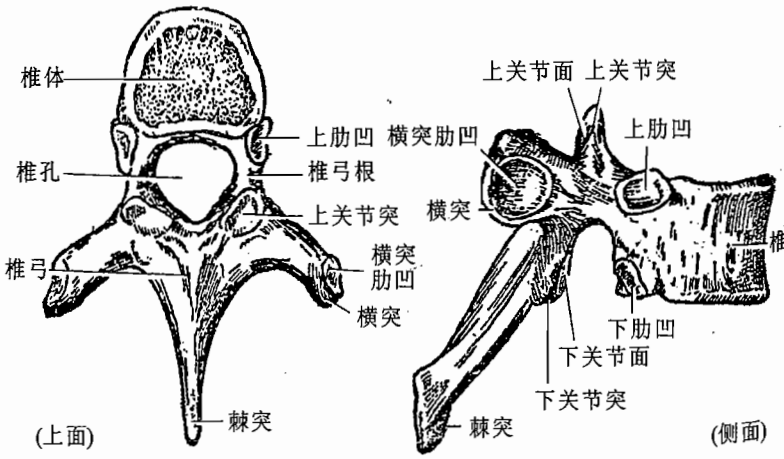


图 15.4 椎骨(引自北京师范大学，1981)

由于脊柱在幼年时期生长发育，逐步定型，所以儿童站立、行走和坐的姿势很重要，应从小养成良好的习惯，使身体健康成长。古语云：立如松，坐如钟，行如风，卧如弓，是有道理的。

胸椎、胸骨和肋骨共同围成胸廓，对胸腔中的心脏和肺有保护作用。肋间肌收缩带动肋骨、胸骨移位，形成呼吸运动。

四肢骨又分上肢骨和下肢骨。上肢骨包括肩胛骨、锁骨、肱骨、桡骨、尺骨和手骨共32×2块。下肢骨包括髋骨、股骨、髌骨、腓骨、胫骨、足骨，其中髋骨由髂骨、耻骨、坐骨愈合而成，总共31×2块。

上肢骨的肩胛骨和锁骨与躯干骨连接。上肢骨较轻小，关节较灵活，常进行各种复杂的运动。下肢骨经髋骨与躯干骨相连。下肢骨要承受全身重量，一般较粗大，关节牢固。

骨盆由髂骨、坐骨、耻骨、骶骨和尾骨组成，其中容纳生殖泌尿器官和直肠。男性骨盆狭而长；女性骨盆宽而短，有利于妊娠和分娩。

从头到脚观察人体，可以看出全身重量是由脊柱、髋骨、股骨、胫骨、腓骨和足骨这一条中轴支撑起来的。头颅由脊柱顶着，胸骨、肋骨、上肢骨附着在脊柱上。

全身的重量通过小腿骨压在足骨上。而组成足骨的一些小骨块凭借坚强的韧带连接成向上隆起的弓形，称为足弓（图15.5），站立时只有跟骨头和第一、第五跖骨小头着地，使人体的重量分散在与地面接触的三点上。这样既可增加站立时的稳定性，又可加大弹性，缓冲行走跳跃时足底着地对躯体和头脑的冲击。如果足底韧带松弛，弓形变低或消失，便会形成平足。平足的人站立或行走时足底神经和血管受压，足底易疲劳，甚至疼痛。

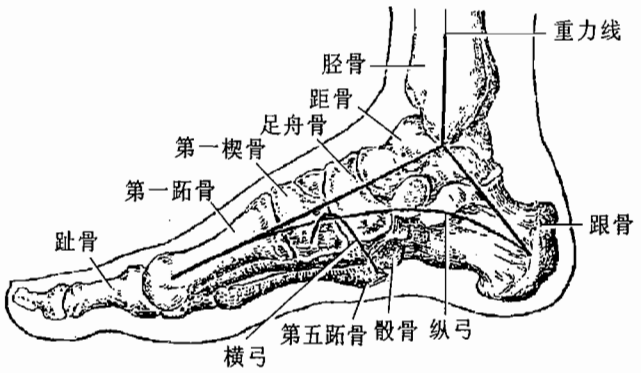


图15.5 足弓（引自北京师范大学等，1981）

15.2.2 全身200多块骨头是如何连接在一起的

全身的206块骨通过骨连接形成一个整体。

颅骨各骨之间多以骨缝连接，不能活动；各椎骨之间以椎间盘相连，活动范围也较少，这都属于直接连接。

骨与骨之间多数通过关节（joint）相连接，称为间接连接。组成关节的相邻两骨的接触面称为关节面，一般是一个凸面与另一个凹面相互适应。关节面上有一层软骨，关节面周围由致密结缔组织构成的关节囊包围，其中有密闭的关节腔。关节囊内有一层柔软的滑膜，滑膜分泌滑液润滑关节，减少摩擦。关节外由韧带加以固定。

肌肉跨过关节以肌腱附着在两块不同的骨面上。肌肉收缩时，牵引关节使骨位移，产生运动。人体上肢需要进行灵活的运动，连接肩胛骨和肱骨的肩关节是全身最灵活的关节，可以在三维立体坐标的3个平面上进行活动。肩关节中肩胛骨关节面凹陷浅、关节囊较松、韧带较弱，儿童活动不适当时，这个关节的凸凹两面脱位，形成脱臼。连接下肢的髋关节稳定性大，不易脱臼，但灵活性小。膝关节（图15.6）是人体内最复杂的关节，在股骨与胫骨关节面之间有小块髌骨，两侧有纤维软骨组成的有弹性的半月板，运动不当时半月板可撕裂。

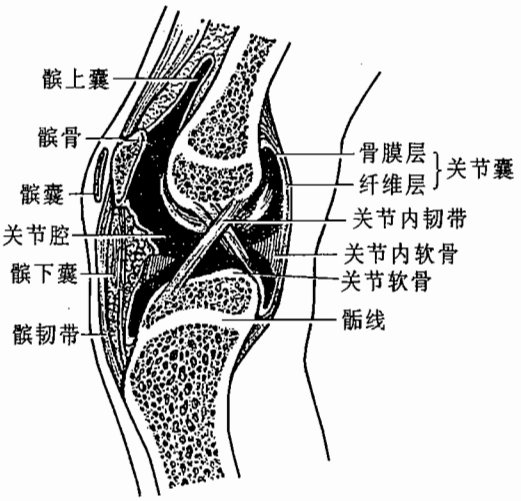


图15.6 膝关节（引自北京师范大学等，1981）

15.2.3 骨的结构和成分

骨的大小、形态各异,但构造和成分基本相同。骨由骨膜、骨质和骨髓构成。在骨表面有一层由致密结缔组织形成的骨膜,骨膜中有丰富的血管和神经。骨膜内侧的骨质是骨的主要成分,由骨细胞与基质构成,分骨密质和骨松质两部分。骨密质由排列规则的骨板组成,致密而坚实;骨松质由片状或针状骨小梁构成,呈海绵状。长骨的骨干部分有很厚的骨密质,中为骨髓腔。长骨两端和短骨、扁骨表面都有一层骨密质,中心部为骨松质(图 15.7)。

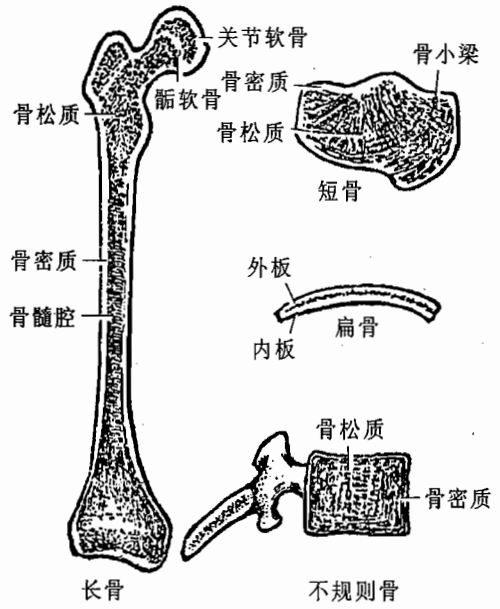


图 15.7 骨的结构(引自北京师范大学等,1891)

骨髓腔和骨松质的空隙中充满骨髓。幼年时期全部为红骨髓,长大后骨髓腔中的红骨髓逐渐被黄骨髓代替,但骨松质中的红骨髓可保持终身。红骨髓有造血功能,黄骨髓主要为脂肪组织,无造血功能。

骨质是由钙盐和骨胶构成的。骨细胞分泌的胶原物质形成胶原纤维,胶原纤维有很强的抗张强度,钙盐逐渐沉积其上。钙盐成分像大理石,耐压力。因此,骨质的化学成分使得它很像钢筋混凝土,既抗张力又耐压力。儿童的骨组织中钙盐相对少,骨胶成分多,弹性大,可塑性大,容易变形。老年人骨组织中钙盐相对增多,弹性小,易发生骨折。

进入成年以前,骨是不断生长的。骨膜内层的成骨细胞不断形成新的骨质,使骨不断加粗,破骨细胞又不断破坏骨质并加以吸收,在长骨中央形成骨髓腔。即使在成年以后,骨也在不断地进行着新陈代谢,不断地分泌基质和沉积钙盐,而钙盐等又不断地被溶解和吸收。因此,骨在不断的建造中,使它的强度和形状更适合所负荷的力。经常进行体育锻炼可使骨骼粗壮坚实。

骨是身体中最大的钙库,贮存着体内 99% 的钙,参与血液钙离子浓度水平的调节。维持血液中正常的钙离子浓度(约为 10 mg/100 mL)不仅关系到骨骼的健康成长,还关系到血液的凝固、肌肉的收缩、神经冲动的传导等重要的生理机能。血液中钙离子浓度水平受到甲状旁腺分泌的甲状旁腺激素和甲状腺滤泡旁细胞分泌的降钙素的调节。如果儿童饮食中缺少维生素 D 或钙盐,破骨细胞便会溶解更多的骨钙来补充血钙,时间长了这些儿童将患佝偻病。

15.2.4 骨质疏松症是老年人的常见病

骨质疏松症(osteoporosis)是骨质变得疏松以至可以在轻微外力作用下发生骨折的病症。在骨质疏松症患者体内,原来组成骨松质间隔的细小坚硬的骨片变薄了,变成小棒状,其间腔隙变大,使骨头的孔隙更多,密度和强度都变小。因此,这些变轻变脆的骨头容易在轻微的外力下出现骨折。脊椎中许多细小的压缩性骨折积累起来便会使脊背弯曲,形成在许多老年骨质疏松症患者身上常见的驼背和屈身的姿态。髋和前臂的骨头也特别容易骨折。骨质疏松症的其他症状是身高降低和背痛。

骨质疏松症起因于体内新形成的骨量低于被吸收的骨量。骨总量在刚进入成年时达到顶峰,其后是一个稳定期。但从 40 岁前后开始又出现一个缓慢的减少过程。这是因为随着年龄的增长,人体吸收膳食中钙质的效率在降低,长期钙摄入量不足。钙的缺乏导致从骨中吸收的钙量增加,而骨中钙储备减少时,骨质也就减少。

妇女容易发生骨质疏松症还另有原因:首先,男人的骨总量较女人的大,所以随着年龄增长而不可避免地丢失骨质时,男人的骨仍然密度较高。其次,妇女到绝经期因缺乏雌激素和其他性激素,所以骨质丢失的速度更快。因此骨质疏松症最常见于 50 岁以上的妇女中。

造成骨质疏松的原因除长期钙摄入量不足外,缺少运动也是重要原因。长期卧床不起的人骨骼中的钙储备每月会损失 0.5%,这主要是腿部承受重量不足

减少了对形成骨骼的刺激。

15.3 肌肉与肌肉收缩

15.3.1 肌肉的结构种类

肌肉是人体内有收缩力的组织,其主要功能是产生运动,还释放热量。正是因为有了肌肉的活动,我们的身体才能站立行走,消化食物,看清东西,呼吸气体,才有血液循环,才能维持恒定的体温。全身绝大部分生理功能的正常运行都离不开肌肉的活动。

人体的肌肉分为骨骼肌、心肌和平滑肌三类。

骨骼肌一般都是通过肌腱附着在不同长骨的端点以运动骨骼,因此而得名。在显微镜下观察骨骼肌可以看到明暗交替的横纹,因此又称横纹肌。人体还能通过中枢神经系统有意识地控制骨骼肌的运动,因而又称随意肌。

心肌构成心脏,也有横纹,但不能随意控制其活动。

平滑肌是内脏的组成成分,没有横纹,也不能随意控制其活动。

本章所讨论的肌肉系统是与躯体运动有关的骨骼肌。

人体骨骼肌有 600 多块,约占成人体重的 40%,包括头颈肌、躯干肌和四肢肌(图 15.8)。多数的肌肉中部比较粗大,称为肌腹,由大量肌纤维(肌肉细胞)组成,红色,有弹性,可以收缩,肌肉两端为肌腱或肌膜,由致密结缔组织构成,色白而坚韧,不能收缩。

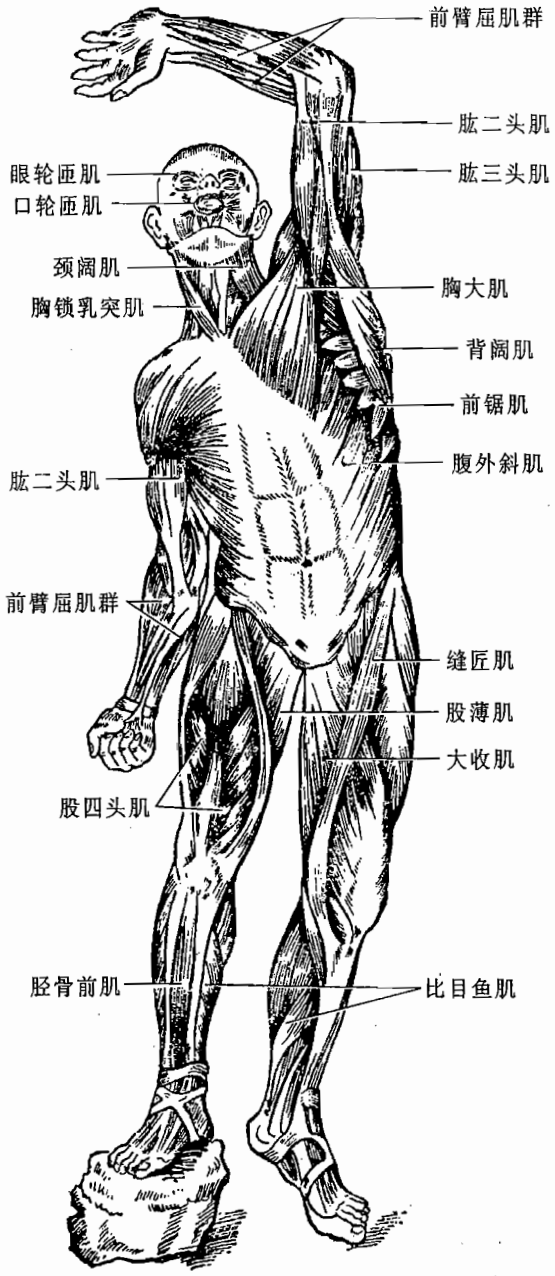


图 15.8 人体的肌肉系统(引自北京师范大学等,1981)

15.3.2 肌肉细胞的收缩

构成骨骼肌的细胞称为肌纤维(muscle fiber)。肌纤维呈柱形,长几厘米到 20 ~ 30 cm,直径为 10 ~ 100 μm。肌纤维是由若干肌原纤维(myofibril)平行排列构成的。肌原纤维直径为 1 ~ 2 μm,贯穿整个肌纤维。用电子显微镜观察,可以看到肌原纤维是由粗肌丝(thick filament)和细肌丝(thin filament)组成的肌节构成的(图 15.9)。

粗肌丝由肌球蛋白组成,又称肌球蛋白丝(myosin filament)。细肌丝主要由肌动蛋白组成,又称肌动蛋白丝(actin filament)。肌原纤维上有折光性不同的明带和暗带相间排列,形成骨骼肌的横纹。暗带处有粗肌丝和细肌丝平行排列着,明带处只有细肌丝平行排列着。

人们曾经认为肌肉收缩是由于构成肌肉的蛋白质分子缩短而引起的。后来有人用显微镜仔细观察了肌纤维的结构以及收缩时的变化,对于肌肉收缩的机制有所认识。用干涉显微镜或相差显微镜可以观察到,当肌肉收缩时,暗带宽度不变,明带变窄,其中粗肌丝和细肌丝的长度都未变,而两种肌丝的重叠程度发生变化。根据这些证据,提出了肌肉收缩的肌丝滑行学说(sliding filament theory)。肌丝滑行学说认为,肌纤维的缩短是肌节(sarcomere)中粗肌丝和细肌丝相对运动的结果。当细肌丝滑行伸入粗肌丝丛中时,明带变窄而暗带宽度不变(图 15.10)。引起肌丝滑行的结构是从粗肌丝上突起的横桥。当横桥与细肌丝某位点接触时便发生摆动,推着细肌丝使之滑行。每次横桥

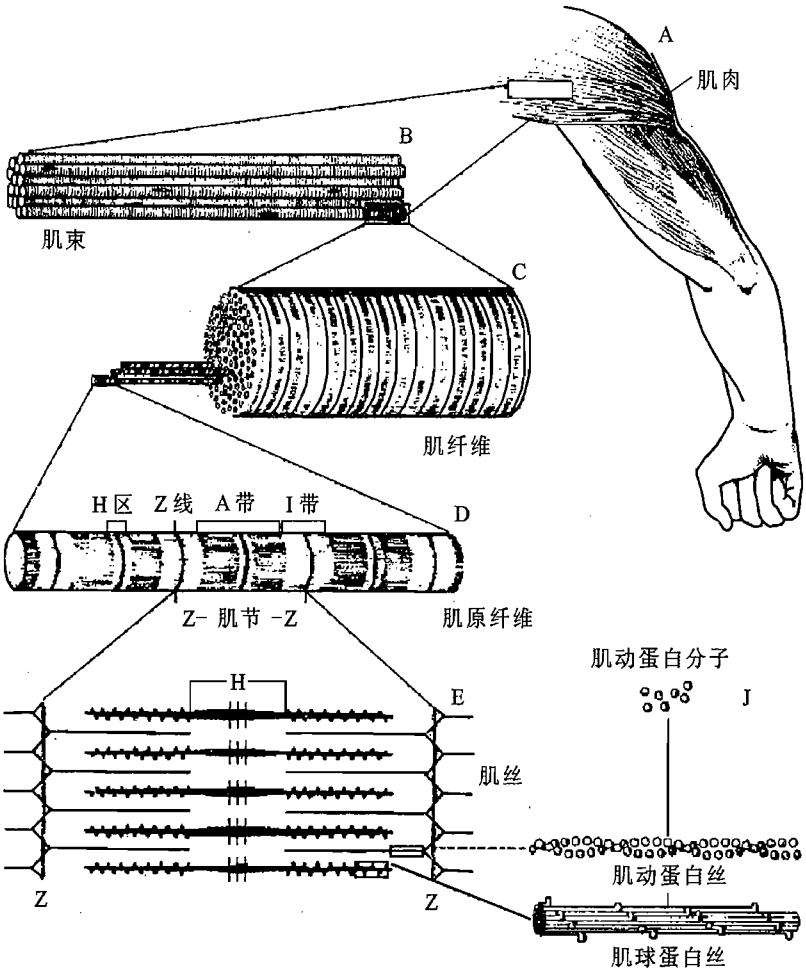


图 15.9 骨骼肌的结构(仿 Bloom,1975)

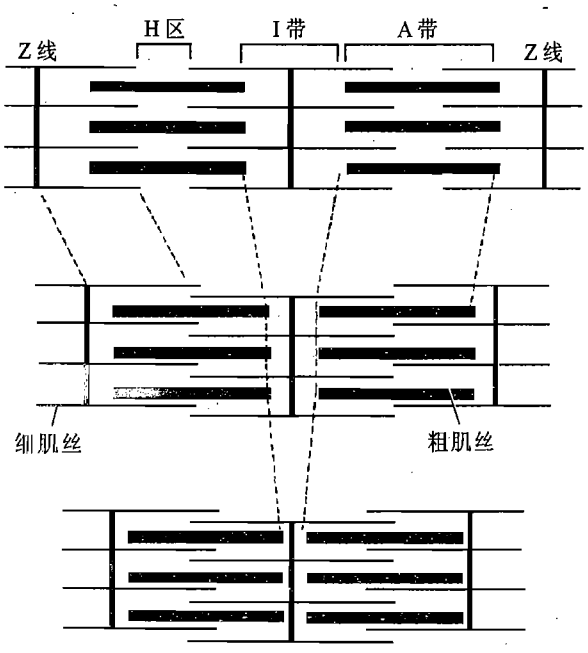


图 15.10 肌肉收缩时肌节的形态变化(仿 Eckert,1983)

摆动引起的肌丝位移很小,因此,一次肌肉收缩时,横桥要更换与细肌丝的接触位点反复摆动多次(图 15.11)。

横桥摆动引起肌丝滑行需要能量,这些能量直接由肌纤维中的腺苷三磷酸(ATP)供给。ATP 的高能磷酸键中贮存有较多的能量。ATP 去掉一个高能磷酸键,成为腺苷二磷酸(ADP),释放这个磷酸键中的能量供肌丝滑行使用。肌纤维中贮存的 ATP 有限,当肌肉持续运动时,需要补充能量,使 ADP 转变为 ATP 以再供给肌丝滑行使用。能量补充有几个来源:可以从贮存高能量的其他物质中将能量转移过来,如磷酸肌酸(CP);也可以通过氧化磷酸化或无氧酵解,使能源物质释放出能量。当肌丝滑行所需要的能量供应不足时,肌肉活动减弱,出现疲劳。

15.3.3 骨骼肌运动的控制

骨骼肌的活动是由神经系统控制的。从脊髓运动

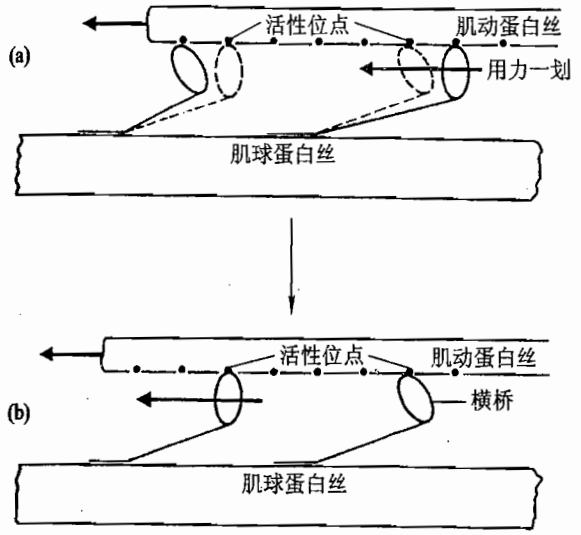


图 15.11 横桥运动

神经元发出的传出神经支配若干个肌纤维,组成一个运动单位(motor unit)(图 15.12)。

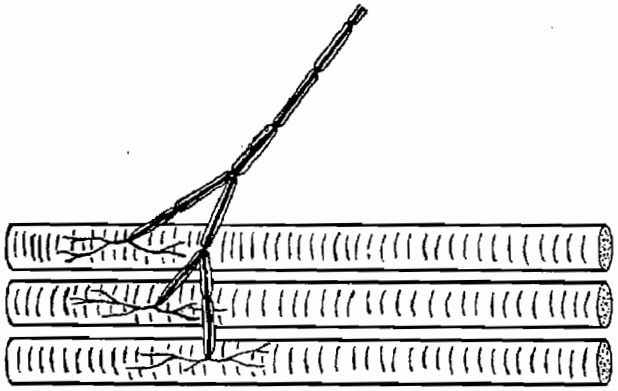


图 15.12 运动神经末梢支配肌纤维模式图(仿 Keynes,1981)

当脊髓运动神经元受到刺激而进入兴奋状态时,便会发出神经冲动沿传出神经到达它所支配的肌纤维,引起它们的兴奋,再由兴奋而收缩。由骨骼肌组成的肌肉系统,其活动在大多数情况下可以由主观意识控制。例如,呼吸运动是由有关的肋间肌和膈肌完成的,在一般情况下,我们可以有意识地加大或减小、加快或减慢有关呼吸肌的收缩或舒张,使呼吸运动加深或变浅,加速或延缓。声乐家有意识地控制他们的呼吸,才能演唱出美妙的歌声。但是并不是在任何情况下主观意识都可以对骨骼肌进行控制。例如,任何一个人屏住呼吸的时间是有限的。又如天气太冷时身体不由自主地战栗,这是骨骼肌发生不随意的反射性节律收缩(9 ~ 11 次/min),屈肌和伸肌同时收缩。这种收缩所释放的能量不能做功,绝大部分转化为热能释放,可以增加体温。

15.4 骨骼与肌肉在运动中的相互作用

为了考察肌肉收缩时的变化,我们可从动物体取下一块肌肉,在离体状态下给予刺激。当刺激足够大时,可以看出肌肉明显地缩短。如果将肌肉两端固定,再给予刺激,肌肉不能缩短,但肌肉的张力发生变化。因此,可以将肌肉收缩分为两类。一类是收缩时肌肉的长度发生变化,肌肉张力几乎不变,称为等张收缩(isotonic contraction);另一类是收缩时肌肉的张力发生变化,而长度几乎不变,称为等长收缩(isometric contraction)。肢体自由屈曲,主要是等张收缩;用力握拳,主要是等长收缩。一般的躯体运动都不是单纯的等张收缩或等长收缩,而是两类收缩不同程度的复合。

骨骼肌跨过关节以腱附着在两块或两块以上的骨面上,当肌肉收缩时通过肌腱对骨骼产生力,牵动骨块,完成各种运动。

人体的运动一般都由一块以上的肌肉完成。当肱二头肌收缩时,需要肱三头肌舒张才能完成屈肘动作。要完成伸肘动作时,肱三头肌收缩而肱二头肌舒张。因此,肱三头肌和肱二头肌在屈肘和伸肘运动中起颉颃作用,称为颉颃肌(图 15.13)。

在人体内骨骼肌、骨骼和关节构成不同的杠杆系统,只有通过这些杠杆系统,人体才能完成各种运动和劳动。如图 15.14a 所表示的上肢的杠杆系统,肱二头肌固着在前臂处(力点)距肘关节(支点)约 5 cm,手掌心(重点)到肘关节约 35 cm。设 x 为肱二头肌作用于前臂上以维持手中 10 kg 铅球的力,则

$$5x=35\times10$$
$$x=70\ (\mathrm{kg})$$

这套杠杆系统可以放大肌肉的运动。如图 15.14b 所示,设 v_m 为肱二头肌收缩的速度,v_h 为手运动的速度,则 $v_h = 7v_m$。因此,比较慢的肌肉收缩的速度可以产生比较快的手运动。棒球投手投球的速度可达 100 km/h,而他的肌肉缩短的速度只有这个速度的几分之一。

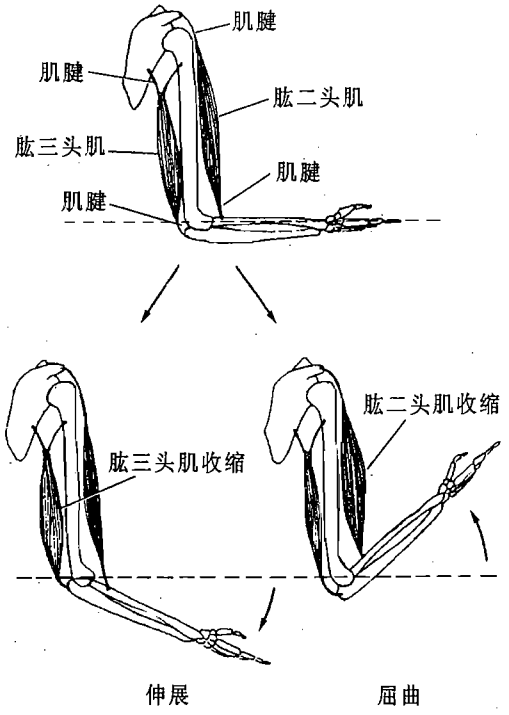


图 15.13 上肢颉颃肌的运动(仿 Luciano,1978)

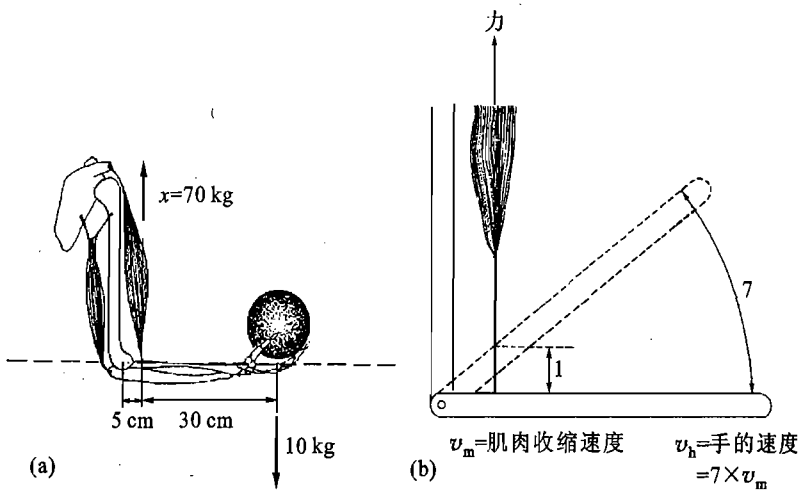


图 15.14 上肢的杠杆系统(仿 Luciano,1978)

思考题

1. 穿高跟鞋对人体会有什么影响?
2. 为了防治骨质疏松症应该多吃哪些食品?
3. 与其他的四肢着地的哺乳动物比较,人类的骨骼有哪些变化?
4. 人体内有哪几种骨骼肌肉组成的杠杆系统?
5. 简述肌肉收缩的分子生物学机制。

16 生殖与胚胎发育

16.1 有性生殖与无性生殖
16.2 人类的生殖
16.3 人类胚胎的发育

16 周的胎儿(引自 DeWitt,1989)

本篇以上各章所讨论的人和动物各个系统的结构与功能都是维持个体生存的功能,而这一章所要讨论的则是维持种族生存的功能。

每一生物的个体都是要死亡的,人类也不例外。生物的个体虽必然要死亡,但种族的生命却可以延续下去。这便要依靠生物的生殖功能,产生新一代的个体。

生物的生殖方式有两种:有性生殖与无性生殖。

16.1 有性生殖与无性生殖

16.1.1 最初的生殖活动是无性的

生物的生殖有两种方式,即无性生殖(asexual reproduction)与有性生殖(sexual reproduction)两种。

许多低等生物,包括绝大多数细菌和原生动物都是通过无性生殖繁衍后代。例如变形虫在生长成熟后以一分为二的方式进行自我复制(图 16.1)。它的核通过有丝分裂过程分裂,一个变形虫分裂成为子代的两个变形虫。子代变形虫所含的遗传物质与亲代的遗传物质完全相同。

多细胞的动物中的水螅也可进行无性生殖。在淡水中生活的水螅通过出芽的方式长出新的水螅(图 16.2)。

不仅在低等生物中,甚至在具备有性生殖的高等植物中,无性生殖现象也很普遍,如经块茎、蔓藤和球茎繁殖。

这样通过无性生殖所繁衍的后代与亲代完全一样,没有什么变异。这种繁殖方式简单,快速,没有遗传物质的浪费。但这种无性生殖产生的后代与亲代完

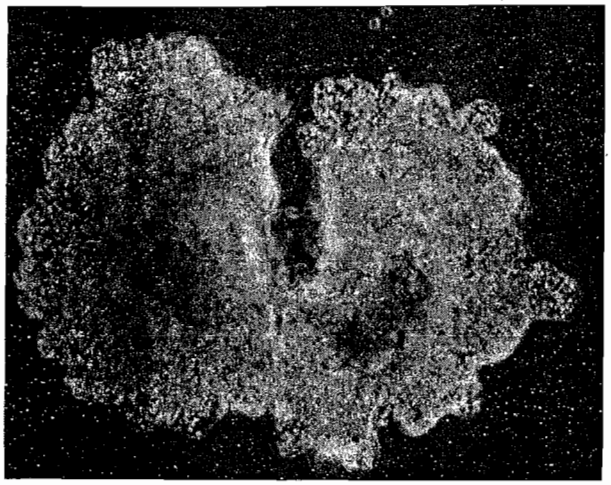


图 16.1 变形虫的直接分裂(引自 Campbell 等,2000)

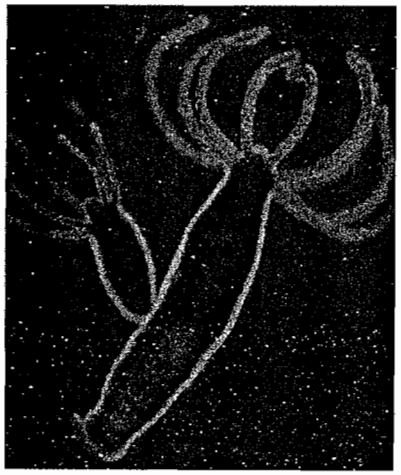


图 16.2 水螅出芽(引自 Purves,1998)

全相同,没有什么变异,如果生存环境适合便会生存繁衍下去;如果生存环境发生改变,不再适合这个物种生存,便会全军覆没,无一幸免。因为它们都是按同一套模板复制出来的,没有差异。

16.1.2 有性生殖是生物进化的必然结果

在生物的进化过程中出现了另一种生殖方式,即有性生殖。在原生动物中,单细胞的草履虫就既具有无性生殖方式,又具有有性生殖方式。草履虫的无性生殖方式与变形虫的相似,但经过若干代无性生殖后分裂能力逐渐衰减,直到完全丧失,必须经过另一种生殖方式才能恢复分裂能力。首先两个草履虫腹面(胞口所在面)相对结合,小核经减数分裂,分成4个单倍体小核,其中3个消失;大核则分解、消失。小核再分裂一次,分成两个小核,其中的一个与对侧的一个小核交换。小核交换后两个草履虫分开,然后各自进行直接分裂(图 16.3)。这种生殖方式是有性生殖的初级阶段,称为接合生殖,有遗传物质的交换,但还没有雌雄之别。

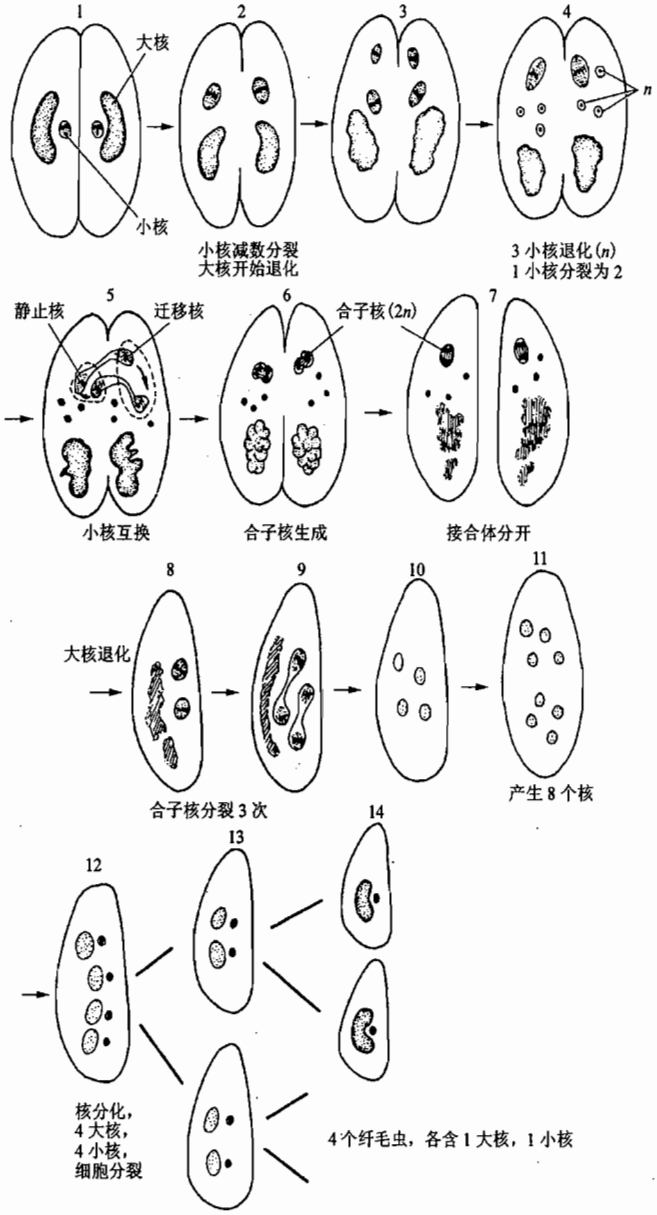


图 16.3 草履虫的接合生殖(引自陈阅增,1997)

绝大多数的(99.9%)高等生物(包括动物、植物),都是通过有性生殖繁衍后代的。生物个体分为雄性与雌性两类,繁衍的后代由雄性个体与雌性个体各提供一半的遗传物质,结合成为一个新的个体。有性生殖将雄性与雌性的遗传物质结合起来产生的后代具有更多的变异。这种后代将比无性生殖产生的与亲代完全一致的后代更能适应多变的生活环境。因此生物区分为两性,以此进行有性生殖,在自然选择中更为有利。因此几乎所有的动物都实行有性生殖,这是自然选择的结果。

低等动物的生殖系统比较简单，而且多数是在水中受精。随着动物的进化，从水生到陆生，从体外受精(external fertilization)到体内受精(internal fertilization)，逐步形成两性不同的外生殖器和内生殖器。哺乳动物则进一步由卵生发展到胎生，在雌性动物体内出现了专供胚胎发育的器官——子宫(uterus)。人类男女两性的生殖器官及其附属结构，以及相关的功能已经发展到相当复杂的程度。

16.2 人类的生殖

16.2.1 男性的生殖系统

男性的主要生殖器官是睾丸，它产生精子(sperm)和雄激素。男性之所以成为男性就在于他们有睾丸。所以其他的男性生殖器官(阴囊、输精管道、腺体和阴茎)都是附属的生殖器官，它们保护精子，帮助精子运行到体外，进入到女性生殖管道中去(图 16.4，彩图男性生殖系统)。通常又将阴囊和阴茎称为外生殖器，而将睾丸、输精管道和附属腺体称为内生殖器。

1. 阴囊与睾丸

卵圆形的睾丸位于腹盆腔外面的袋状阴囊中。阴囊(scrotum)是由薄而柔软的皮肤构成的囊，悬在阴茎的根部，有一中隔将阴囊分成左右两半，其内各有一个睾丸。在寒冷时，阴囊缩小、起皱，将睾丸拉近身体的体壁。当温暖时，阴囊松弛，睾丸下坠，离开身体。这些变化有助于维持阴囊内较稳定的温度。阴囊受交感神经和副交感神经支配。

睾丸长约 4 cm，直径约 2.5 cm，被两种膜所包围。外面是由腹膜发展来的鞘膜，里面是由纤维状结缔组织构成的白膜。白膜向内延伸将睾丸分隔成 250 ~ 300 个楔形小室，称为睾丸小叶。每个小叶内含有 1 ~ 4 根弯曲的生精小管(seminiferous tubule)，这是真正的“精子工厂”，产生精子的地方(图 16.5)。

每个小叶的生精小管会合成一条直精小管，将精子运送到紧贴在睾丸上的附睾。

在生精小管之间有间质细胞。这些细胞产生雄激素，并分泌到周围的组织液中。睾丸产生精子和产生激素的功能是分别由两类不同的细胞群体所完成的。

2. 管道系统

精子从睾丸出发，经过由附睾(epdidymis)、输精管(vas deferens)和尿道(urethra)组成的管道系统运行到体外(见图 16.4)。

附睾是一条长约 6 m 的管道，盘旋弯曲成条索状附在睾丸上。未成熟的精子几乎不能运动，离开睾丸后暂时贮存在附睾中。精子在附睾的弯弯曲曲的管道

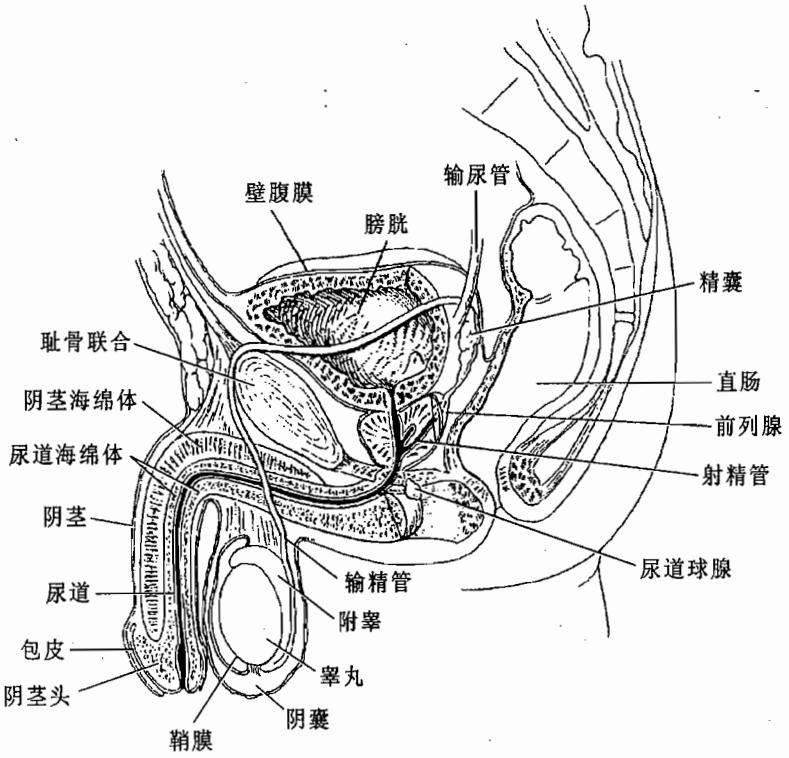


图 16.4 男性的生殖系统(仿 DeWitt,1989)

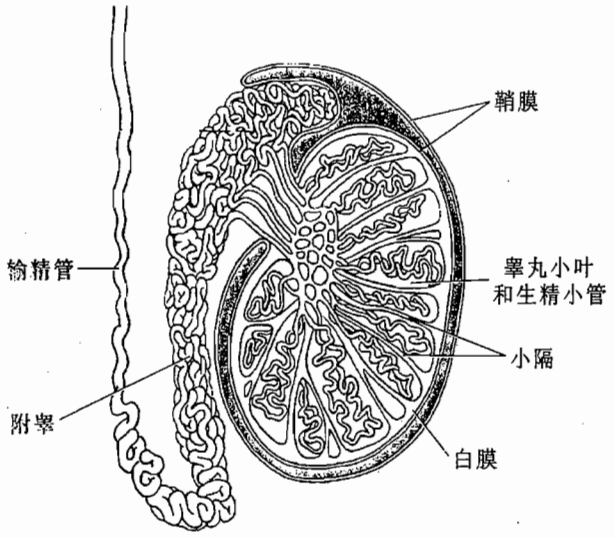


图 16.5 睾丸的结构(仿 DeWitt,1989)

中约运行 20 天,才变成能运动、能生育的精子。

输精管长约 45 cm,从附睾尾部向上经腹股沟管进入盆腔。它绕过膀胱,沿膀胱后壁下降。它的末端膨大成为输精管壶腹,然后与精囊的导管汇合形成射精管。左右两个射精管都进入前列腺中与尿道汇合。输精管的主要功能是将精子从其贮存处,附睾和输精管末端,推入尿道。在射精时,输精管壁中的平滑肌层产生蠕动波迅速将精子向前推进。

尿道是男性生殖管道的最后部分,泌尿系统和生殖系统共用。尿道从膀胱出来,穿过前列腺,再穿过阴茎,开口于阴茎的顶端。在排尿时,尿道运送尿到体外;在射精时,精液从尿道排出体外。

3. 附属腺

附属腺包括成对的精囊(seminal vesicle)、尿道球腺(bulbourethral gland)和单个的前列腺(prostate gland)。这些腺体产生大量的分泌物,是精液的主要成分。

精囊位于膀胱的后壁。这对腺体相当大,其形状与长度(5~7 cm)接近手指。它们分泌黄色黏稠的碱性液体,含果糖、维生素 C 和前列腺素,约占精液体积的 60%。

前列腺的形状与大小类似一个栗子。尿道从膀胱出来就钻进前列腺。前列腺分泌乳状碱性液体,含有纤维蛋白溶解酶、酸性磷酸酯酶等,有激活精子的作用,约占精液体积的 1/3。

尿道球腺是豌豆大小的小腺体,位于前列腺之下。它分泌一种透明的黏液流入阴茎中的尿道。

4. 阴茎

阴茎(penis)是交配器官,它将精子输送进女性生殖管道。阴茎和阴囊是男性的外生殖器官。阴茎包括根部和体部。体部末端膨大为阴茎头。阴茎外包有松弛的皮肤,还有一部分皮肤延伸出去覆盖在阴茎头上。这部分皮肤是双层的,称为包皮。

阴茎由 3 个圆柱形海绵体组成,两个在背侧,称为阴茎海绵体;一个在腹侧,尿道贯穿其中,称为尿道海绵体,其前端膨大形成阴茎头,其后端膨大成为尿道球。这 3 个柱形海绵体是勃起组织,在非性兴奋状态时,阴茎柔软;当处于性兴奋状态时,阴茎海绵体内充血胀大,变粗变硬,并向上翘起。

5. 精液

精液(semen)是乳白色的黏液,是精子、附属腺与管道分泌物的混合物。这种液体协助精子转运并给精子提供营养素。它含有的化学物质可以保护和激活精子,并促进精子的运动。成熟的精子细胞是流线型的,只含有少量的细胞质和营养素。精囊分泌物中的果糖提供精子活动的基本能源。精液中的前列腺素可降低子宫颈口黏液的黏度,并引起子宫的逆蠕动,这些都促进精子在女性生殖管道中的运动。精液呈碱性(pH 7.2~7.6)有利于中和女性阴道中的酸性环境(pH 3.5~4),保护精子并加强其活动性。因为精子在酸性环境中(pH6 以下)行动迟缓。

射精时射出的精液量相当小,只有 2~6 mL,但每毫升含精子 5 000 万至 1 亿个。

16.2.2 女性的生殖系统

女性的生殖功能比男性的生殖功能要复杂得多。女性不但要产生配子,她的身体还必须准备养育一个发育中的胚胎长达 9 个月。

卵巢是女性的主要生殖器官。如同睾丸一样,卵巢也有双重任务,除了产生雌性配子即卵子(ovum, egg)外,还产生雌激素和孕激素。附属管道(输卵管、子宫和阴道)除转运生殖细胞外,还要为发育中的胎儿服务(图 16.6,彩图女性生殖系统)。卵巢和女性管道系统的绝大部分位于盆腔中,称为内生殖器。

1. 卵巢

在子宫的两侧各有一个卵巢(图 16.7)。如同睾丸一样,卵巢外面也由一层纤维性白膜包围。卵巢分为皮质和髓质两部分。在皮质中有许多小的囊形

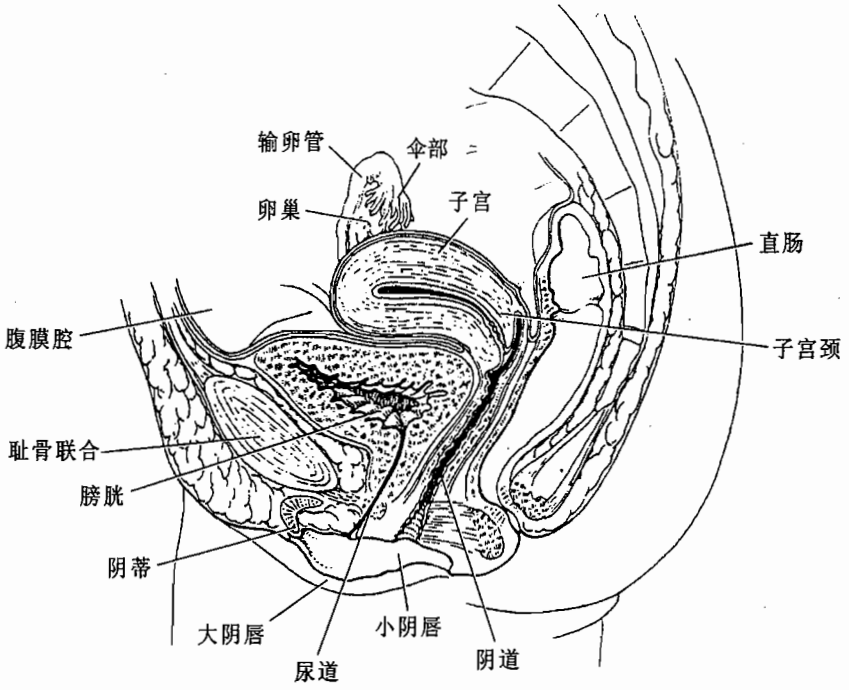


图 16.6 女性的生殖系统(仿 DeWitt,1989)

构,称为卵泡。每个卵泡内有一个未成熟的卵子,被一层到几层细胞所包围。

2. 管道系统

输卵管(oviduct)有两条,它们接受排出的卵子,还提供受精的场所。每根输卵管长约 10 cm,一头与子宫腔相通,另一头逐渐扩大,在末端成为漏斗形,并分开成手指状的突起,悬挂在卵巢上面,称为伞部。男性的管道系统是与睾丸的生精小管相连的,而女性的输卵管并不直接与卵巢接触,成熟的卵子有可能掉进腹腔之中。

子宫在骨盆中,位于直肠与膀胱之间,是一个中空的厚壁器官(图 16.7)。它的功能是接受、容留和滋养受精卵。在未曾怀孕的成年女性,她的子宫的形状与大小像一个倒置的梨。生过小孩的妇女的子宫则大一些。图 16.7 所示,子宫可分为子宫底、子宫体和子宫颈等几部分,经子宫颈的通道与阴道相通。

阴道(vagina)是一条薄壁的肌肉性管道,长约 8 ~ 10 cm,位于直肠和膀胱之间,从子宫颈通到体外(见图 16.7)。阴道是月经血流到体外的通道,也是胎儿的产道。阴道在性交时接纳阴茎,是女性的交配器官。

在阴道末端的阴道孔,有由黏膜构成的一个不完全的分隔,称为处女膜(hymen)(图 16.8)。处女膜上血管丰富,当第一次性交时破裂,常出血。但处女膜的

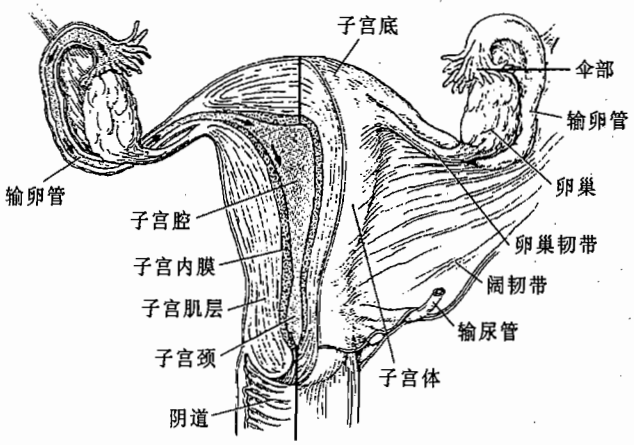


图 16.7 卵巢、输卵管及子宫(仿 DeWitt,1989)

韧性不同。某些女性的处女膜在体育运动中,在插入月经棉条时,或骨盆检查时都可能破裂。

3. 外生殖器

在阴道之外的生殖结构称为外生殖器(图 16.8),又称外阴。它们包括阴阜、大阴唇(labia majora)、小阴唇(labia minora)、阴蒂(clitoris)以及尿道外口、阴道口和前庭大腺。

阴阜是耻骨联合上面的脂肪丰富的圆形区域,青春期后长出阴毛。从阴阜向后,有两条毛发覆盖的脂肪丰富的皮褶,称为大阴唇。这是与男性阴囊同源的

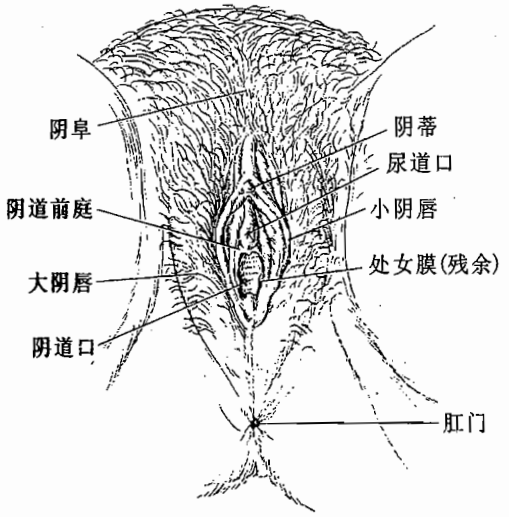


图 16.8 女性外生殖器(仿 DeWitt,1989)

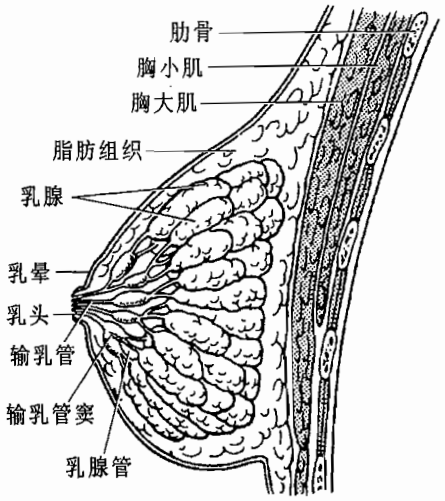


图 16.9 乳腺的结构(仿 Graaff,1994)

器官。大阴唇覆盖着小阴唇,两片薄而柔软的无毛的皮褶。小阴唇覆盖的区域称为前庭,包括尿道和阴道的开口。在阴道口的两侧有豌豆大的前庭大腺。这是与男性尿道球腺同源的器官。

前庭的前端是阴蒂。这是一个小而突出的结构。它含有勃起组织,这是与男性阴茎同源的器官。两片小阴唇的皮褶会合成为蒙在阴蒂上的阴蒂包皮。阴蒂上有丰富的神经末梢,对触刺激很敏感。当受到触刺激时,阴蒂胀大、勃起,促进女性的性唤起。男性的尿道既输送尿液又输送精液,经过阴茎到体外。但女性的泌尿管道和生殖管道是完全分开的,而且都不经过阴蒂。

4. 乳腺

男女两性都有乳腺(mammary gland),但通常只在女性发育成有功能的(图 16.9)。由于乳腺的生物学作用是产生乳汁去喂养新生的婴儿,它们的重要性体现在生殖完成以后。

从发育上看来,乳腺是由汗腺发展而来的,是皮肤的一部分。全部乳腺都包在皮肤覆盖的圆形乳房中,位于胸肌前面。在乳房的中心偏下处有一环形的含色素皮肤,乳晕。在乳晕的中心有突起的乳头。内脏神经系统控制乳头和乳晕中的平滑肌。当乳头受到触刺激、性刺激或寒冷时会勃起。

在乳腺内有 15 ~ 25 个乳腺叶,围绕乳头呈放射状排列。这些乳腺叶被结缔组织和脂肪所填充和分隔。乳腺叶中还有更小的单位,乳腺小叶。乳腺小叶由乳腺腺泡组成。在妇女哺乳期间,腺泡产生乳汁,经输乳管通过乳头上的开口送到体外。

16.2.3 精子与卵的形成都要经过减数分裂

1. 精子发生(spermatogenesis)

生精小管内壁上的精原细胞经过几次分裂成为初级精母细胞(primary spermatocyte),核内含有 46 条染色体(包括性染色体 X、Y),是二倍体。每个初级精母细胞再进行减数分裂产生 2 个次级精母细胞(secondary spermatocyte),内含的染色体数目减少一半,只有 23 条,是单倍体。次级精母细胞再分裂一次,产生精子细胞。精子在发生过程中一直处在生精小管壁上的足细胞的包围之中,直到精子形成后才脱离足细胞进入管腔中(图 16.10)。

2. 卵子发生(oogenesis)

男性配子的产生是从青春期开始的,一般持续终生。女性则完全不同。女性出生时就已决定她一生能释放的卵子的数量,而释放卵子的时期是从青春期到绝经期(50 岁左右)。

产生女性生殖细胞的过程称为卵子发生。在女性的胚胎中,原始生殖细胞发育成为卵原细胞(oogenia),经过有丝分裂发育成为初级卵母细胞(primary oocytes)。初级卵母细胞被一层扁平的卵泡细胞所包围,形成原始卵泡,后来发展成初级卵泡 1 初级卵母细胞开始减数分裂,但没有完成,在前期 I 停下来。很多初级卵泡在出生前退化,保留下来的分布在未成熟的卵巢的

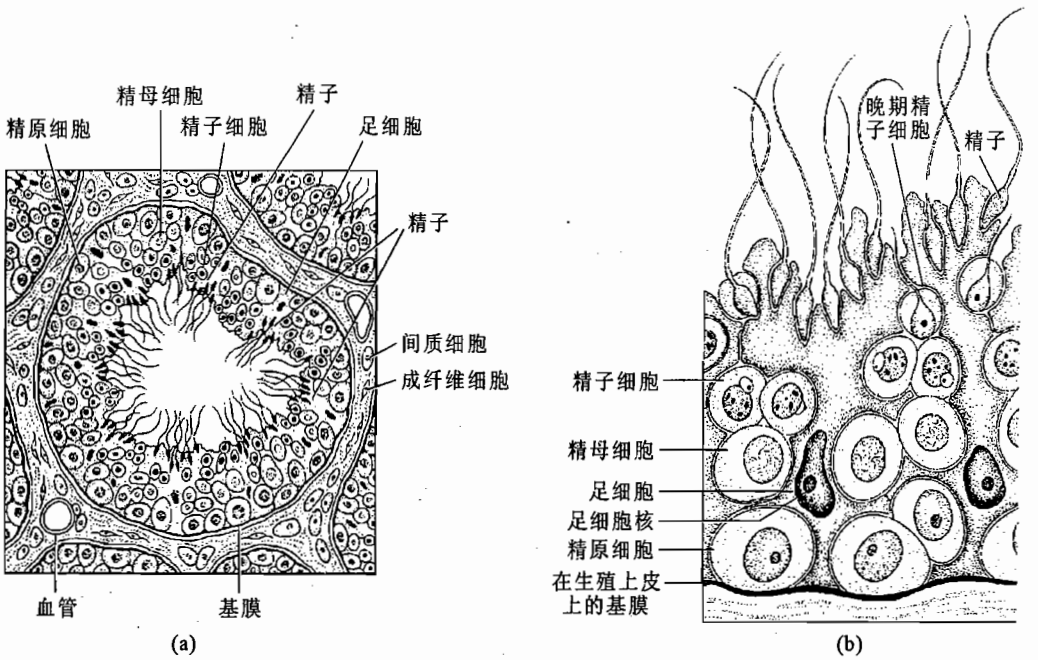


图 16.10 精子发生 (a) 生精小管的横切面。(b) 部分生精小管壁,图示精子发生过程(a 仿 DeWitt,1989;b 引自陈阅增,1997)

皮质部分。出生时,约有 70 万个初级卵母细胞处在初级卵泡中等待完成减数分裂,发育成为有功能的卵母细胞。大约经过 10 ~ 14 年,女性青春期开始时,每月有少数初级卵母细胞被激活并开始生长,但通常情况下只有一个初级卵母细胞能够继续进行减数分裂,最终产生两个单倍体细胞(每个细胞含 23 个染色体),不过它们的大小差别很大。较小的细胞称为第一极体,几乎不含细胞质;较大的细胞包含几乎全部初级卵母细胞的细胞质,称为次级卵母细胞(secondary oocyte)。

第一极体通常完成减数分裂,产生两个更小的极体。人类的次级卵母细胞停留在减数分裂 II,并从卵巢中排出。如果排出的次级卵母细胞没有受精,它就会退化。如果一个精子钻进次级卵母细胞就会完成减数分裂,产生一个大的卵子和一个小的第二极体(图 16.11)。这样卵子发生的最终产物是 3 个小极体和一个大卵子。它们都是单倍体,只有卵子是有功能的配子。这与精子发生不同,精子发生产生 4 个有活力的精子。

卵子发生中的不平均的细胞质分裂保证受精卵有充足的营养物质,以支持它进入子宫的 7 天的行程。极体则退化而消亡。

女性的生殖时期大约为 40 年(从 11 岁到 50 岁),每月只有一次排卵,在女性一生中只有 400 到 500 个卵母细胞从 70 万个初级卵母细胞中排出。

16.2.4 卵巢、子宫的周期性变化

在卵巢中卵泡的发育、成熟和排放呈月周期变化。从原始卵泡到成熟经过卵泡发育、排卵和黄体形成等阶段,可分为卵泡期、排卵期和黄体期,周而复始。一个周期约为 28 天。

卵巢周期开始时下丘脑释放促性腺激素释放激素(GnRH)的水平升高,刺激腺垂体产生和释放促卵泡激素(FSH)和黄体生成素(LH)。原始卵泡被激活,卵泡周围的鳞状细胞变成立方体状,卵母细胞长大。这时的卵泡称为初级卵泡。接着卵泡细胞增生,在卵母细胞周围形成多层上皮。这些多层卵泡细胞称为颗粒细胞。在卵泡的外周结缔组织包围卵泡形成卵泡膜(图 16.12)。

FSH 和 LH 刺激卵泡生长和成熟。在它们的共同影响下卵泡开始分泌雌激素。

这时卵泡的颗粒细胞分泌一种富含糖蛋白的物质包围在初级卵母细胞外形成一层透明的厚膜,称为透明带。在颗粒细胞之间出现空隙,空隙中充满颗粒细胞所分泌的卵泡液,内含雌激素。随着颗粒细胞的增生和卵泡液的增多,卵泡中的空隙增大,成为卵泡腔。初级卵母细胞位于卵泡腔内的一侧。卵泡完全成熟时直径可达 2.5 cm,变成囊状卵泡,突出于卵巢表面。这大约发生在原始卵泡开始生长后的 10 天左右。

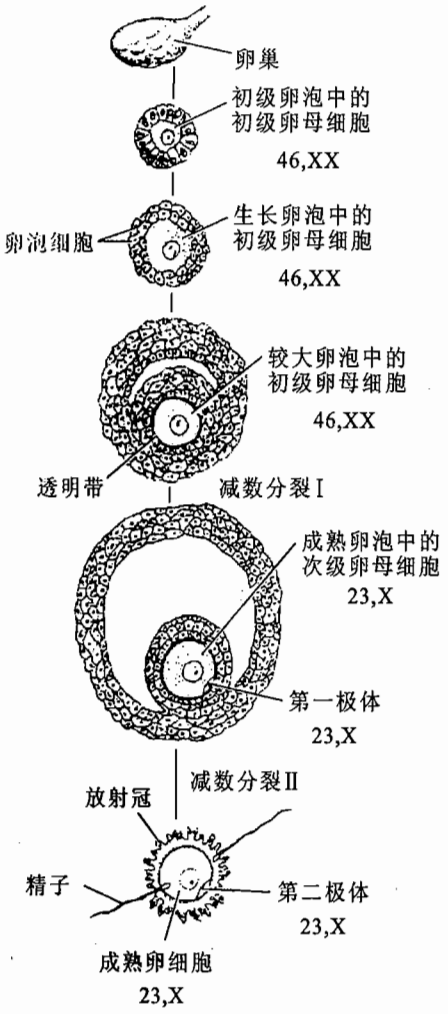


图 16.11 卵子发生(引自许世彤,1995)

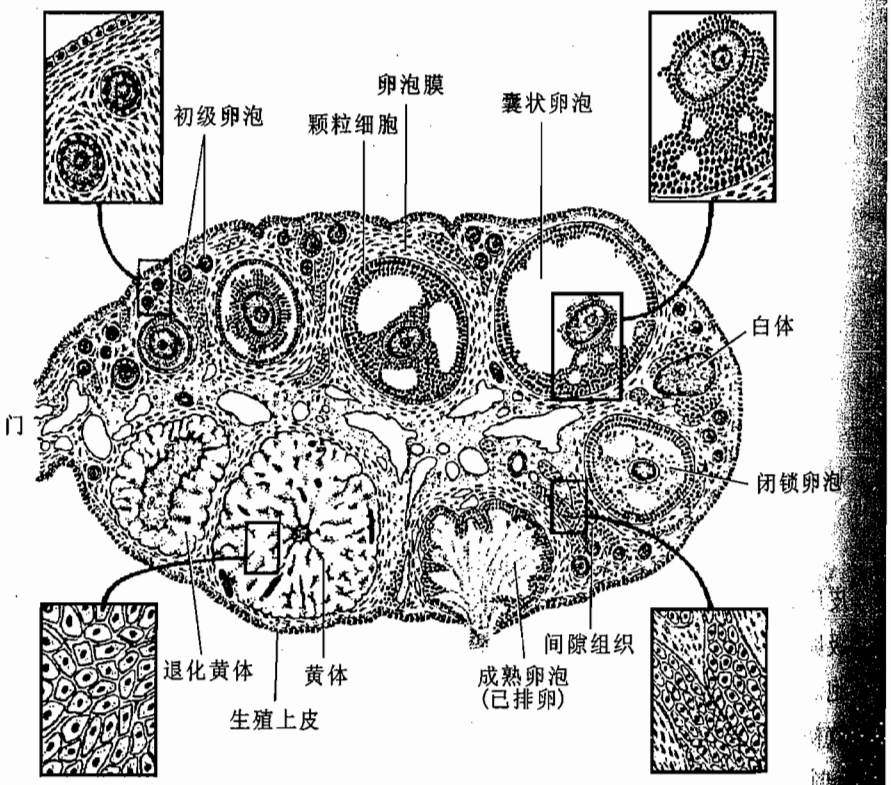


图 16.12 卵巢(仿 Tribe,1979)

血液中的雌激素在浓度不高时对下丘脑-腺垂体轴起抑制作用。高水平的雌激素产生相反的效果。一旦血液中雌激素的浓度达到一个临界值就会对下丘脑和腺垂体产生正反馈作用,引发一连串的事件。首先,腺垂体爆发式地释放积累的 LH,同时也释放 FSH。LH 的突然大量出现刺激成熟卵泡中的初级卵母细胞重新恢复停顿了的减数分裂,完成减数分裂Ⅰ,分出第一极体,成为次级卵母细胞。LH 还引发突出的卵泡壁破裂,排出次级卵母细胞,这大约在原始卵泡开始生长后的第 14 天。排卵后不久雌激素浓度开始下降。

一般情况下,卵巢上只有一个卵泡成熟、排卵。但也有 1% ~2% 的特殊情况,同时有一个以上卵泡成熟,排出不止一个卵母细胞,可能形成多胎。由于不同的卵母细胞接受不同的精子,便成为双卵性双胎,甚至多卵性多胎。单卵性双胎是由一个卵母细胞与一个精子结合,在早期发育中受精卵分离成两个子细胞之后各自发育而成的。

排卵和排放卵泡液之后,破裂的卵泡壁内陷,卵泡膜血管出血,卵泡变成血体。在大量的 LH 的作用下,卵泡残留的颗粒细胞变大,细胞质内出现黄色颗粒,内膜细胞一起变成了一个新的完全不同的内分泌腺——黄体(corpus luteum)。黄体一旦形成就分泌孕激素和少量的雌激素。当血液中孕激素和雌激素浓度升高时,便对腺垂体释放 LH 和 FSH 产生强有力的抑制作用。由于促性腺激素水平下降,在黄体期不再出现新的卵泡发育。

如果排出的卵母细胞没有受精,随着血液中 hCG 浓度进一步缓慢地降低,LH 对黄体的刺激也便终止,在排卵后的第 10 天黄体开始退化、变性,颗粒细胞被结缔组织所代替,并变为白色,黄体变成白体。随着黄体的退化,血液中雌激素和孕激素的浓度急剧下降,它们对 FSH 和 LH 的抑制作用终止,一个新的卵巢周期又重新开始(图 16.13)。

如果排出的卵母细胞受精,受精卵种植在子宫

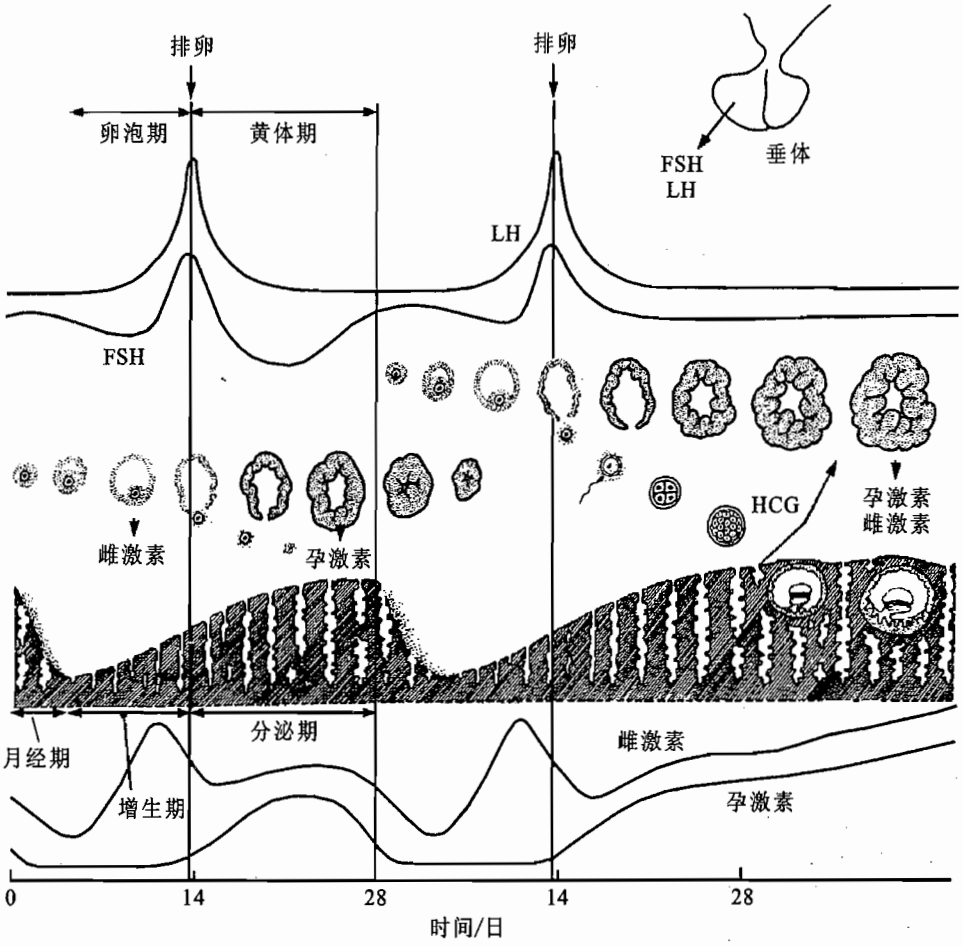


图 16.13 卵巢周期与子宫周期(仿 McNaught)

膜上,胎盘产生 LH 样激素——人绒毛膜促性腺激素(human chorionic gonadotropin, HCG)。人绒毛膜促性腺激素促使黄体继续长大,一直维持到妊娠后 5 ~ 6 个月。

此时胎盘已经充分发育起来,接替黄体生产激素的作用,黄体才开始退化。

随着血液中雌激素和孕激素浓度的变化,子宫内膜也相应改变。子宫内膜的变化可以分为 3 个时期:月经期(menstral phase)、增生期(proliferative phase)和分泌期(secretory phase)。

月经期是在分泌期之后。当血液中雌激素、孕激素浓度降低时,子宫内膜脱落,与血液混在一起从阴道流出,为期 3 ~ 5 天,平均失血 50 ~ 150 mL,这便是月经(menstruation)。

在增生期中,在血液中雌激素的作用下,基底层增生,重建子宫内膜。子宫内膜增厚,管状腺形成,螺旋动脉增多。增生期的最后发生排卵。子宫颈黏液在正常情况下是黏稠的。当雌激素水平升高时,黏液变得稀薄透明,便于精子进入子宫。

排卵后便进入分泌期,这时黄体生成,黄体产生孕激素。血液中孕激素浓度升高,在雌激素作用的基础上促使子宫内膜进一步增生,腺体长大并开始向子宫腔内分泌糖原,为受精卵提供营养直到受精卵种植到血管丰富的内膜中。孕激素浓度升高使子宫颈黏液重新变黏稠,将子宫颈"封锁",使精子不得入内。

孕激素与雌激素一起建立和调节子宫周期,刺激子宫颈黏液的变化。它的主要作用表现在妊娠时,它抑制子宫的运动,并使乳房准备哺乳。在妊娠时大部分孕激素和雌激素来源于胎盘而不是卵巢。

16.2.5 性传播疾病

性传播疾病(sexually transmitted diseases, STDs)是指主要通过性接触而传染的疾病。这些疾病可由细菌、病毒或寄生虫引起。

引起这些疾病的病原体一般是通过阴道、尿道、肛门和口腔的温暖而潮湿的黏膜表面进入人体的(阴虱

和疥疮除外)。这类病原体也只能生活在这样温暖潮湿的环境中,到了体外绝大多数就会很快死亡。

近年来,很多国家性传播疾病的发病率都在上升,我国也不例外。因此,预防性传播疾病就显得十分重要。

1. 淋病

淋病(gonorrhea)是由淋球菌引起的。淋球菌呈肾形,是一种成对排列的双球菌(图 16.14)。它能在温暖潮湿的生殖和泌尿管道中生长繁殖。绝大多数淋病是通过性接触传染的。男性感染淋病后常有乳白色黏稠的分泌物从阴茎口排出,而且排尿时有疼痛感或烧灼感,但有些男性没有症状。女性患者大多数没有症状,但 80% 的患者是由于症状轻微或将症状与其他问题混淆而没有引起注意。女性的症状一般出现在接触感染者后 2 天到 3 周内。子宫颈是最常感染的部位,表现为子宫颈分泌物增加。尿道感染则出现排尿疼痛和烧灼感。如果感染蔓延到子宫和输卵管可出现下腹疼痛、呕吐、发热、月经不调。淋病可用抗生素治疗。

图 16.14 淋球菌

2. 梅毒

梅毒(syphilis)是由螺旋形的梅毒螺旋体(图 16.15)引起的。梅毒一般是通过性接触而感染的,患梅毒的孕妇也可将此病传给胎儿。梅毒患者通过带有梅毒螺旋体的溃疡或斑疹将梅毒螺旋体传给他人。梅毒螺旋体可以穿过生殖器、口腔、肛门的黏膜或身体其他部位的皮肤破损而进入人体内。

梅毒螺旋体一旦进入体内可能经历 4 个阶段:

(1) 一期梅毒 在螺旋体进入人体的 9 ~ 90 天内,身体出现无痛的结节,称为硬下疳,类似丘疹、小疱或溃疡。发生在阴茎和阴囊上的硬下疳容易发现,发生在阴道、子宫颈上的就不容易发现。一般在 1 周到 5 周以后,由于身体产生免疫反应,这种硬下疳可以自

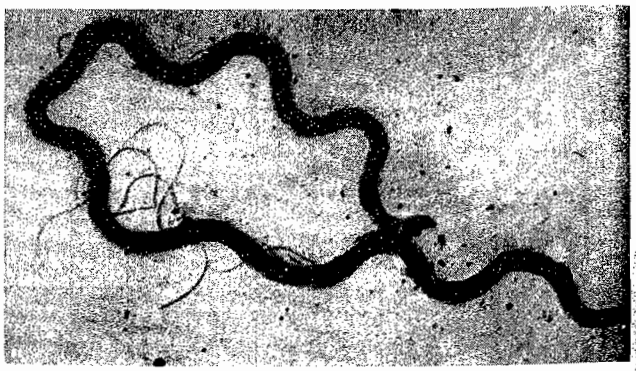


图 16.15 梅毒螺旋体

愈,但少数未被消灭的螺旋体进入血液循环,遍布全身。

(2) 二期梅毒 几周后全身皮肤上出现红疹,还有口腔疹、关节肿痛、轻度发热及头痛等症状。此时身体产生大量抗体,逐渐将螺旋体消灭,但仍有少数螺旋体待机而动,引起二期梅毒复发。

(3) 隐伏期 这段时期没有外在症状,但螺旋体侵犯内部器官,包括心脏和脑。

(4) 晚期梅毒 在这段时期,隐伏期造成的严重后果出现。由于螺旋体侵害的器官不同,患者可能出现严重的心脏病、失明、跛行或精神障碍等。这个时期的梅毒不会传染。

注射青霉素可以治疗梅毒。梅毒前三期都可以彻底治好,不留任何永久性损害。晚期梅毒经过治疗也可以防止进一步的破坏。

3. 生殖器疱疹

生殖器疱疹(herpes genitalis)是由疱疹病毒引起的。病毒经生殖器的黏膜进入人体,沿着神经末梢移动到脊髓,长期生存在细胞里面。在某些国家生殖器疱疹也是最常见的性传播疾病之一。

感染疱疹病毒后的早期症状是女性外生殖器或男性阴茎上出现疼痛感,发痒,或敏感。随后出现疱疹,一个或多个红色小疱,一两天后变成水疱。几天后疱破裂,形成浅表性溃疡,然后结痂。

生殖器疱疹通过性接触而传染给他人,但只在疱疹存在时才传染。

目前生殖器疱疹还不能治愈。疱疹病毒对新生儿有致命的危险,如果孕妇在分娩时有生殖器疱疹,应做剖腹产,以免感染。

4. 艾滋病

艾滋病是英文 AIDS 的译名。AIDS 是获得性

缺陷综合征(acquired immune deficiency syndrome)一词的英文缩写。这是一种新发现的性传播疾病,1981年才确诊。它是由人类免疫缺陷病毒(human immunodeficiency virus, HIV)所引起的(图 28.12)。

艾滋病是一种削弱人体免疫系统功能的疾病。免疫系统受到削弱就削弱了身体保卫自身免受许多致命的感染和恶性疾病侵袭的能力,造成严重后果。艾滋病至今无法治愈。

艾滋病的传播途径有3种:

(1) 性接触 HIV 可通过性交在男女之间、同性恋者之间传播。

(2) 血液传播 HIV 通过输血、血液制品或共用注射器针头而传播。

(3) 母婴传播 感染了 HIV 的妇女通过妊娠、分娩或哺乳将病毒传给婴儿。

HIV 病毒不会通过一般的身体接触或空气途径(如打喷嚏、咳嗽)而传播。HIV 不能经昆虫传播,也不会通过食物、握手或马桶座而传播。

感染 HIV 以后,一般要经过很长的潜伏期(8~10年)才发病。

HIV 是一种反转录病毒。它侵入人体后能识别并结合辅助 T 淋巴细胞表面的受体,进入细胞。HIV 的遗传物质是 RNA,在辅助 T 淋巴细胞中由于反转录酶的作用形成互补的 DNA(前病毒),并整合到辅助 T 淋巴细胞的 DNA 中。经过长时间的潜伏后,辅助 T 淋巴细胞被激活,前病毒复制出新的 HIV,并破坏辅助 T 淋巴细胞。新的 HIV 又侵入其他的辅助 T 淋巴细胞,产生新病毒并破坏细胞,如此循环往复,从而导致大量的辅助 T 淋巴细胞被破坏。由于辅助 T 淋巴细胞在免疫系统中起着重要的调节作用,它促进细胞毒性 T 淋巴细胞、B 淋巴细胞的增殖与分化,因此大量的辅助 T 淋巴细胞被 HIV 破坏便会严重削弱免疫功能。HIV 还可以感染体内其他类型的细胞,如脑细胞、巨噬细胞。

由于 HIV 的破坏作用,艾滋病患者的免疫功能严重衰退,便会导致一些平时对免疫功能正常的人无害的感染。其中许多感染在平时可用抗生素治愈,但是艾滋患者却无法控制,以致产生致命的后果。最常见的感染有卡氏肺孢子虫肺炎、隐球菌脑膜炎、脑部弓形体病以及巨细胞病毒病等。艾滋病患者往往很消瘦,也可能出现痴呆。从症状出现起,艾滋病患者的预期寿命只有 1~3 年。

全球自 1981 年首次发现艾滋病人以来已有 2 000 万人死于该病。目前有 HIV 感染者 4 000 万人。我国自 1985 年发现首例艾滋病人以来,到 2007 年底,现存 HIV 感染者和艾滋病患者约 70 万,其中艾滋病患者约 8.5 万,疫情涉及全国 31 省市。这是一个严峻的形势,必须引起高度重视,采取有力措施预防和控制艾滋病。针对艾滋病感染的 3 个途径,预防艾滋病感染应注意:洁身自爱,避免不正当的性关系;使用避孕套;输血要严格检查;远离毒品;对已感染 HIV 的孕妇用药物控制,实施剖腹产,用奶粉喂养。

16.2.6 生育控制

由于对受精过程(从卵子、精子发生到排出,从受精卵的形成到种植在子宫内膜上)的种种机制有了比较深入的了解,人们才有可能提出多种有效的生育控制(birth control)技术。

怀孕需要一个健康的精子与一个健康的卵子相结合。性交时精子由男性的阴茎射入女性的阴道底部。少数精子通过子宫颈口,经子宫进入输卵管,一般在输卵管的上 1/3 处遇到卵子,其中之一与之结合,即为受精。受精卵向子宫移动,6~8 天到达子宫,种植在子宫内膜上,发育成长。在这一过程中凡是能干扰精子、卵子的生成与发育,或阻断精子与卵子的结合,或干扰受精卵的种植的方法都有可能成为控制生育的技术。

1. 干扰卵子生成的口服避孕药

口服避孕药(oral contraceptive)含有少量的雌激素和孕激素(黄体酮),每天服用一片,但在 28 天的月经周期的最后 5 天停服。它可以提高血液中雌激素水平,足以抑制腺垂体释放 FSH。卵巢中的卵泡停止生长发育,停止排卵。其中的孕激素使子宫颈黏液的黏稠度增加,障碍精子进入子宫。口服避孕药使子宫内膜轻度增生,当停止服用时子宫内膜也会脱落,不过月经血量大为减少。在服用期间卵巢处于相对静止状态,不产生成熟的卵细胞,这与怀孕后排卵受到抑制的原理相同。

2. 干扰受精卵的种植的宫内节育器

宫内节育器(又称宫内避孕器)(intrauterine device, IUD)是一种很小的适于安置在子宫腔内的避孕器具,由塑料或不锈钢制成,有 T 形的、V 形的,还带有 2 根尾丝。宫内节育器的原理还不清楚。一种假说认为宫内节育器促进子宫收缩,使胚胎很难种植在子宫内膜上;另一种假说则认为宫内节育器引起子宫腔内膜轻度局部感染,造成不适合胚胎生长发育的环境,终

止种植,受精卵被排出。

3. 阻断精子与卵子的结合的屏障法

屏障法(barrier method)包括阴道隔膜、宫颈帽、阴道套、阴茎套和避孕海绵,其原理都是阻止精子进入子宫。

4. 绝育

绝育(sterilization)是用外科手术结扎输精管(男性)或输卵管(女性),阻止精子或卵子的输出以达到避孕的目的。结扎输精管的手术比较简单,可以在局部麻醉下在门诊手术室进行。输卵管结扎需要住院进行。这种手术只是切断精子和卵子的运行通道,精子和卵子的发生照常进行,只是不能输出,在体内被吸收;对性激素的分泌(包括女性的月经周期),男女的第二性征和性生活都没有影响;也不影响男性的射精,因为精液中99%的体积是来自附属管道的分泌物,精子只占1%。一般情况下结扎或切断输精管(输卵管)后是不易复原的。因此,这种方法只适用于不想再生育的人。

5. 人工流产

人工流产(abortion)是在避孕失败后不得已而采取的人工终止妊娠的措施,决不可以当作避孕措施来运用。在妊娠的前3个月可由医生用真空吸引器从子宫内吸出胚胎,通常不用麻醉。妊娠中期虽也可进行人工流产,但手术更复杂,危险性更大,应尽可能避免。

16.3 人类胚胎的发育

16.3.1 受精

成年人体的细胞数以万亿计。追根溯源,这么多的细胞都是来自一个细胞,即受精卵。精子和卵子的结合启动了一系列的错综复杂的惊人的变化过程,这就是一个人的诞生及其一生的生命活动。

女性输卵管末端和卵巢很接近,排卵时由于输卵管末手指状的输卵管伞在卵巢上来回地运动,将卵子扫进了输卵管。此后,卵子依靠输卵管上皮细胞纤毛的摆动和平滑肌的收缩在输卵管内向子宫方向运行。

性交时精子由男性的阴茎射入女性的阴道底部,其数量很大,至少有1亿个。精子本身有运动能力,子宫和输卵管平滑肌的收缩与纤毛的摆动增加了精子运行的速度。大约只有1%的精子,即100万左右的精子能经子宫颈口游入子宫;而其中又只有几千个精子能到达子宫与输卵管的接口处,最后只有几百个精子能经过输卵管来到输卵管的上三分之一处遇到卵子。

男性射精时排出的成熟的精子必须在女性的生殖管道(子宫和输卵管)中经历一段时间才能获得受精能力,这个过程称为获能。获能后的精子才能使卵子受精(fertilization)。

图16.16显示成熟的精子结构。这又是一个形态与功能适应的例子。流线型的精子适于在女性的阴道、子宫和输卵管的液体中游泳。长长的尾部是精子的推进器。精子的头部有一个单倍体的核,在核的前端有顶体(acrosome),它正好在精子前端的膜内。顶体内含有酶,可以帮助精子进入卵内。精子的中部有长螺旋形的线粒体。精子从精液中吸取含高能量的营养素,由线粒体为精子尾部的运动提供ATP。精子到达卵子附近时已经消耗了大量的能量,只有那个还拥有足够能量的精子才能成功地穿入卵子,将它的核送入卵子的细胞质中。

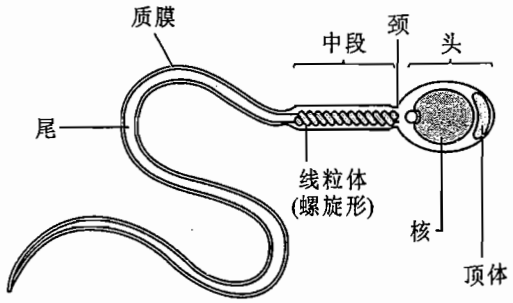


图16.16 成熟的精子的结构(仿Campbell等,2002)

精子与卵子融合成为一个二倍体的受精卵(zygote)是一个十分复杂的过程。

16.3.2 动物胚胎发育的一般模式

高等动物受精卵的早期发育一般都要经过桑葚胚(morula)、囊胚(blastula)、原肠胚(gastyula)、神经胚(nurula)和中胚层发生等阶段(图16.17)。

受精卵的分裂称为卵裂(cleavage),卵裂产生的细胞称为分裂球。卵裂在开始时是同步的,即一个受精卵分裂为2个分裂球,再分裂为4个分裂球,4个分为8个,等等。分裂的结果形成一个多细胞的实心球体,形如桑葚,称为桑葚胚。这时它的大小基本上和受精卵一样,可见早期的卵裂并不伴随细胞的生长。随着细胞继续分裂,细胞数目增多,细胞排列到表面,

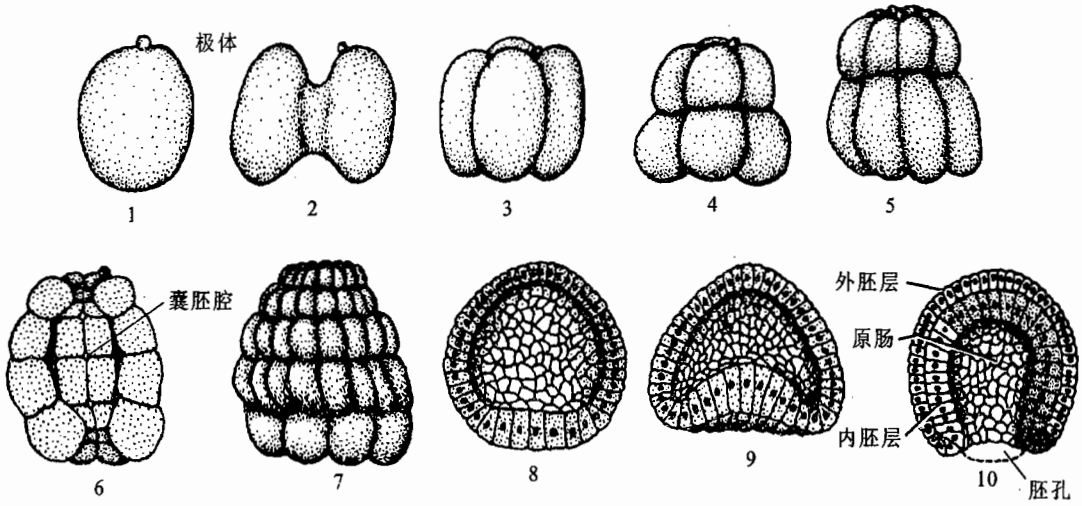


图 16.17 文昌鱼的卵裂、桑葚胚和原肠胚(引自陈阅增,1997)

一单层,中央成为一充满液体的腔。这个球形幼胚称为囊胚。囊胚的大小仍和受精卵相似,但细胞数目已增加到上千个。囊胚形成后,细胞继续分裂,囊胚的一端内陷,细胞层逐渐褶入囊胚腔,囊胚腔逐渐缩小或消失。褶入的细胞层形成了一个新腔,原肠腔,即未来将发育成为消化管道的原肠。到此时,只有一层细胞的囊胚发育成为有两层细胞的原肠胚。原肠的出现使动物的胚胎出现了外胚层和内胚层的分化,胚表面的细胞层为外胚层(ectoderm),褶入的细胞层为内胚层(endoderm)。高等动物的胚胎有 3 个胚层,即在内、外两个胚层之间还有第三个胚层,即中胚层(mesoderm)。中胚层发生的方式随不同的动物而不同。在文昌鱼(图 16.18),原肠胚褶入的细胞位于腹面和两侧的部分是内胚层,位于背面的部分将来发育成脊索和中胚层,是脊索中胚层(notomesoderm)。进一步,外胚层特定部位的细胞内陷形成神经管,将来发育成为神经系统,这便是神经胚。以后胚胎进入器官、系统发生阶段,直到幼体发育完成。

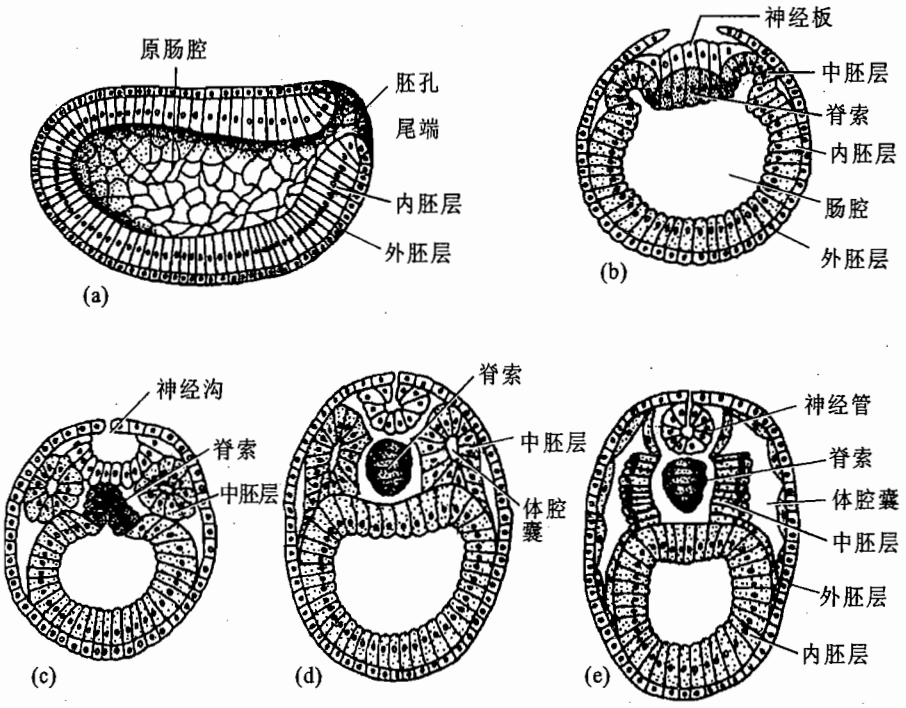


图 16.18 文昌鱼的中胚层和神经管及体腔的发生(引自陈阅增,1997)

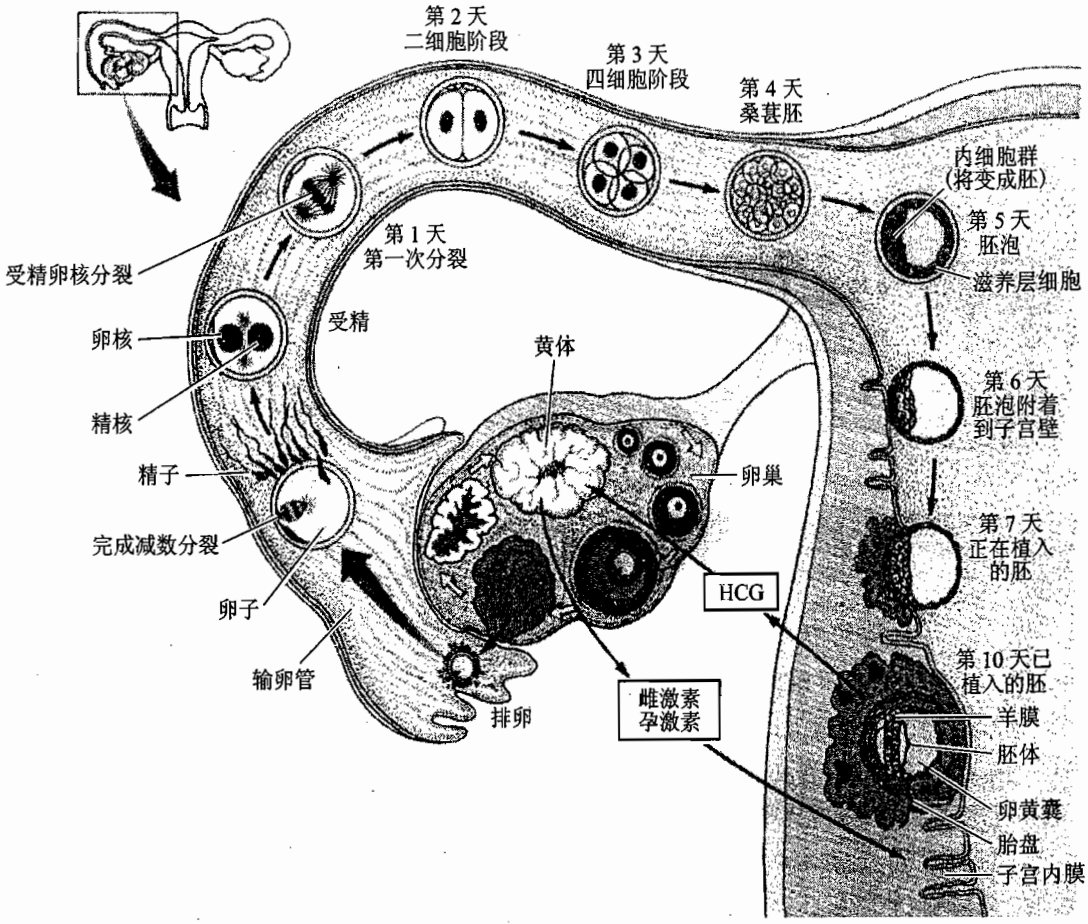


图 16.19 从排卵到胚泡植入(仿 Postlethwait,1992)

上述的胚胎发育的一般模式只是一种大致的概括,实际上不同的动物之间会有很大的差别。

16.3.3 人类胚胎发育的胚卵期

人体的发生从受精开始到胎儿出生,在子宫内经过 266 天,可分为 3 个时期:胚卵期(blastocyst stage),胚胎期(embryonic stage)和胎儿期(fetal stage)。

从受精至第 1 周末胚胎开始着床为胚卵期。

受精卵在从输卵管向子宫腔移动的同时,不断地进行分裂。首先受精卵一分为二,2 个再分为 4 个,4 个分为 8 个,到第 4 天已形成一个由 16 个细胞组成的实心细胞团,形如桑葚,称桑葚胚。接着桑葚胚中出现一个腔,形成一个囊泡状的结构,称为胚泡,在第 5 天进入子宫腔。

胚泡的周围是一单层细胞,称为滋养层。

大约在第 6 天,滋养层可分泌蛋白消化酶,与子宫内膜接触处的滋养层细胞迅速分化出另一层细胞,它们的细胞膜消失,形成一团含多个细胞核的细胞质,称为合胞体滋养层。合胞体滋养层侵入子宫内膜,消化它所接触的子宫细胞,使子宫内膜溶解成一缺口,胚泡由此逐渐埋入子宫内膜。子宫上皮细胞增生将缺口修复。这一过程称为着床或植入(implantation)(图 16.19)。着床过程自受精后第 6 ~ 7 天开始,第 11 ~ 12 天完成。如子宫腔内有异物干扰(如宫内节育器),则阻碍着床。

胚泡植入部位通常在子宫内。若发生在子宫以外,如输卵管及腹腔等处,为子宫外孕。

到第 7 天胚泡已有 100 多个细胞,但这时 100 多个细胞的体积并不比刚受精时的体积大。这是由于来的次级卵母细胞含有大量的细胞质足够分裂成多个普通大小的细胞。

16.3.4 人类胚胎发育的胚胎期

从第 2 周至第 8 周末为胚胎期,胚胎期建立器官的原基,已初具人形。

胚泡植入子宫壁后,合胞体滋养层继续侵蚀

胚泡内有一团细胞，称为内细胞群，以后形成胚盘。在胚盘细胞中分化出羊膜，出现羊膜腔；胚盘细胞成为2层，再发展成为胚胎（图16.20）。

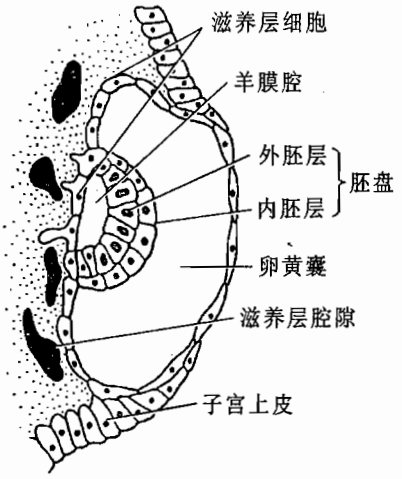


图16.20 第8天的胚胎（仿DeWitt,1989）

第2周开始形成绒毛膜（图16.21）。

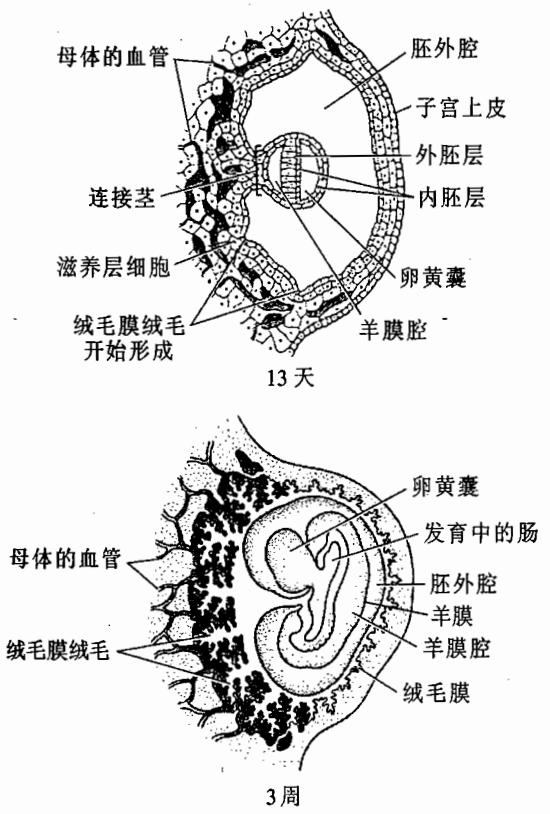


图16.21 第13天和第3周的胚胎（仿DeWitt,1989）

第3周出现绒毛膜和突出的绒毛，此后，胎盘逐渐形成。原来2层细胞的胚盘分化出3个胚层：外胚层、内胚层和中胚层。此后3个胚层分别逐步发育成身体的各个部分（图16.21）。

外胚层将发育出神经系统（包括脑、脊髓、脊神经、自主神经、视网膜、内耳及肾上腺髓质），表皮（包括毛发、汗腺、油脂腺、乳腺、晶体及口腔黏膜）。

中胚层将发育出肌肉、骨骼、血液、真皮、心脏血管系统、泌尿生殖系统和结缔组织等。

内胚层将发育出消化系统和呼吸系统的上皮和有关的腺体（如胰、肝等）以及膀胱上皮等。

约在第3周末，心脏出现。

约在第4周末，心搏出现，血液循环开始，从此不再停止，直到生命的终结。神经系统也开始发生，脑泡形成，眼杯、听泡、鼻窝及上、下肢的胚芽初现。此时胚胎坐高为4.5 mm（图16.22）。

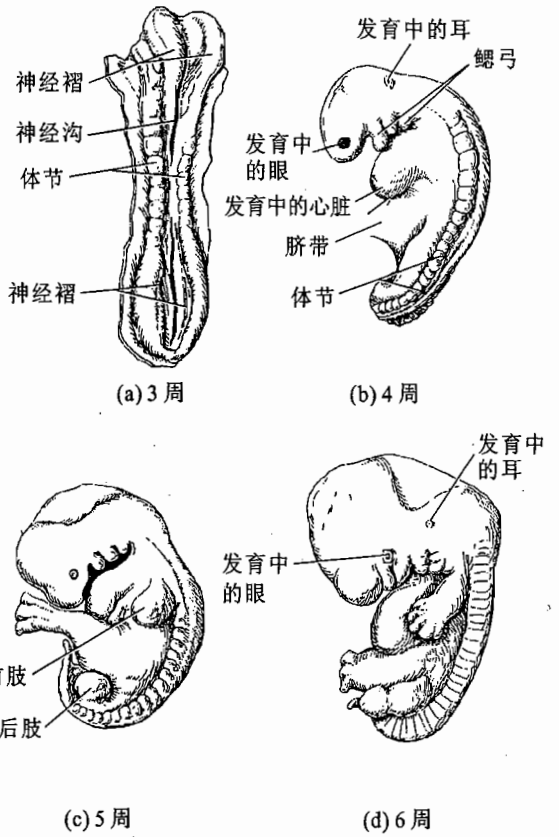


图16.22 胚胎期的发育（仿DeWitt,1989）

第8周末，各器官都初具雏形。头部很大，几乎接近身躯的大小；主要脑区都已出现，可记录到脑电波；肝也很大，开始产生血细胞；出现肢体，肘与膝明显，手指、足趾分开；耳郭、眼睑形成，颜面似人形；可见外生殖器但不辨性别（图16.23(a)）。开始骨化过程，出现小的自发的肌肉收缩。心脏血管系统充分活动。胚胎坐高约30 mm，重3～4 g。

在胚胎期,胎盘是怎样形成的呢?

着床后,胚泡的滋养层细胞增生很快,发展成绒毛膜,并形成指状突起。随后,胚胎的血管和结缔组织长入指状突起,形成绒毛膜绒毛(图 16.21)。胚胎发育时,绒毛膜绒毛外层的滋养层分泌蛋白酶,与之接触的子宫内膜被侵蚀,遇到血管时,可使血管破裂出血。因此,胎儿的绒毛膜绒毛是浸浴在母体血液中的,但胎儿的血液并不直接与母体的血液相通。这样,母体的部分子宫内膜和子体的绒毛膜结合起来,形成胎盘(图 16.23(b))。

胎盘(placenta)的主要功能是实现胎儿与母体间的物质交换与分泌激素。绒毛与母血的全部接触面积可达 7 ~ 14 m^2。此处血流缓慢,对物质交换有利。它既能吸收营养物质,又能进行气体交换,还能排出废物,其功能相当于小肠、肺和肾的作用。红细胞和大分子蛋白质一般不能通过胎盘。胎盘还可分泌雌激素、孕激素和人绒毛膜促性腺激素。人绒毛膜促性腺激素的作用与黄体生成素相似,可维持黄体继续发育。临床上常把对血中或尿中人绒毛膜促性腺激素的测定作为诊断早期妊娠的指标。

16.3.5 人类胚胎发育的胎儿期

从第 9 周至第 38 周为胎儿期,胎儿逐渐长大,各器官系统发育成长。

从第 9 周到第 12 周(第 3 个月),胎儿的头部仍占优势,头型变圆,但躯体长高。脑继续增长,眼睑闭合,眼内出现视网膜。表皮和真皮明显,呈现出初始的面部特征。肝开始分泌胆汁。中空的内脏器官壁内出现平滑肌。骨骼与关节在发生中,血细胞开始在骨髓中形成。脊索退化,骨化加速。从外生殖器可辨性别。坐高 87 mm,身高 101 mm,体重 7 ~ 45 g。

从第 13 周到第 16 周(第 4 个月)小脑变得突出,一般感觉器官分化,耳郭伸出,出现闭眼和吸吮的动作。躯体开始超过头部,面部更像人。消化管道中的腺体发育,肺中出现弹性纤维,肾的基本结构已形成。大多数骨骼长出,出现关节腔。坐高 140 mm,立高 167 mm,体重 60 ~ 200 g(章首插图)。

从第 17 周到第 20 周(第 5 个月)出现睫毛和眉毛,皮肤分泌胎儿皮脂,胎毛覆盖皮肤。由于空间的限制,胎儿身体向前弯曲。孕妇可感到胎儿自发的肌肉动作。

从第 21 周到第 30 周(第 6 个月和第 7 个月)胎儿体重持续增加,如在第 27 ~ 28 周早产可存活,但体温调节等机制仍不完善。皮肤红而皱,无皮下脂肪,体瘦而

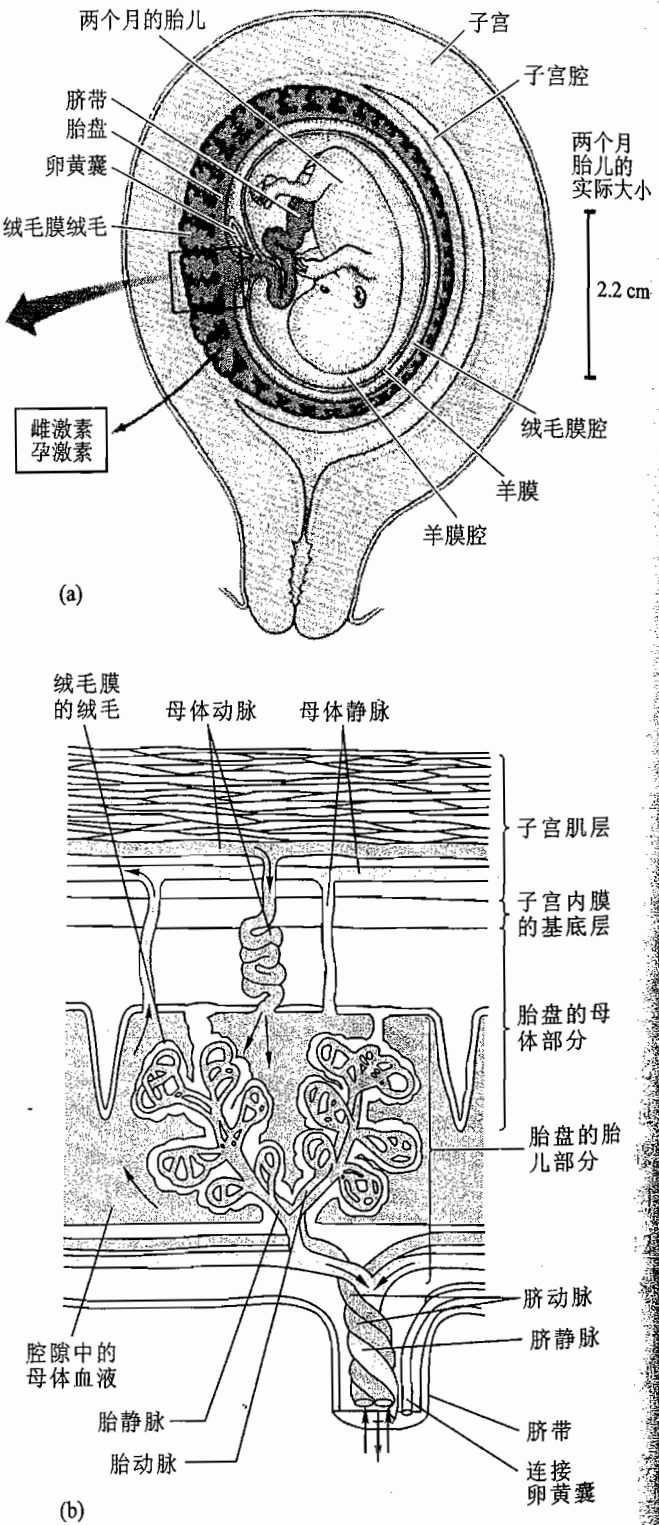


图 16.23 妊娠两个月的子宫(a)和部分胎盘(b)(a 仿 Postlethwait,1999;b 仿 Chiras, 1991)

匀称。手指甲和足趾甲长好,眼睁开。睾丸下降至阴囊内。骨髓成为唯一产生血细胞的场所。坐高280 mm。

从第 30 周到第 40 周(第 8 个月和第 9 个月)皮肤淡红而光滑,皮下脂肪增多,胎儿渐胖,胎毛开始脱落。

坐高 350 ~ 400 mm,体重 2 700 ~ 4 100 g。

16.3.6 分娩

分娩(parturition)是成熟的胎儿从子宫娩出母体的过程。

妊娠期的长度若从受精到分娩计算平均为 266 天;若从最后一次月经的第一天到分娩计算平均为 280 天。妊娠期的长短有相当大的差异,280 天前后 2 周内分娩都视为正常,但也有超过 20% 的分娩发生在 280 天的前后 2 周以上。

启动分娩的原因现在还不清楚。在妊娠的最后两三个月,子宫常会发生不定期的较弱的收缩,但这不是真正的分娩活动。分娩可以分为三期:扩张期、娩出期和胎盘期。

从分娩开始发动(第一次有节律的子宫收缩)到子宫颈口被胎儿头部充分扩张(直径约 10 cm)为扩张期(开口期)。扩张期在分娩过程中时间最长,初产妇为6 ~ 14 小时,经产妇则短得多。子宫颈的扩张刺激其上的压力感受器产生神经冲动,传送到下丘脑。下丘脑的神经分泌细胞受到刺激,分泌催产素从神经垂体释放到血液中。催产素促使子宫更加强有力地收缩,使子宫颈口更进一步扩张,则更进一步刺激压力感受器。这是一种正反馈,不同于协助维持稳态的负反馈。正反馈导致一个爆发性事件,在这里就是胎儿的娩出。

胎儿被挤出子宫经产道(阴道)娩出体外为娩出期。娩出期一般经产妇约为 20 分钟,初产妇约为 50 分钟,也有需 2 小时的。正常分娩是胎儿头部先露出,然后是两肩先后娩出,最后是躯干和下肢迅速滑出(图 16.24)。如果胎儿不是头部朝下而是臀部朝下,甚至是横卧在子宫中,则应在分娩前实行人工转位。因为臀位和横位的胎儿会增加分娩困难。而且如果不是头部先露,则在分娩时头部和脐带会在孕妇的骨盆中受到挤压,时间一长便会严重影响胎儿的血液供给。横位的胎儿应作剖腹产的外科手术。

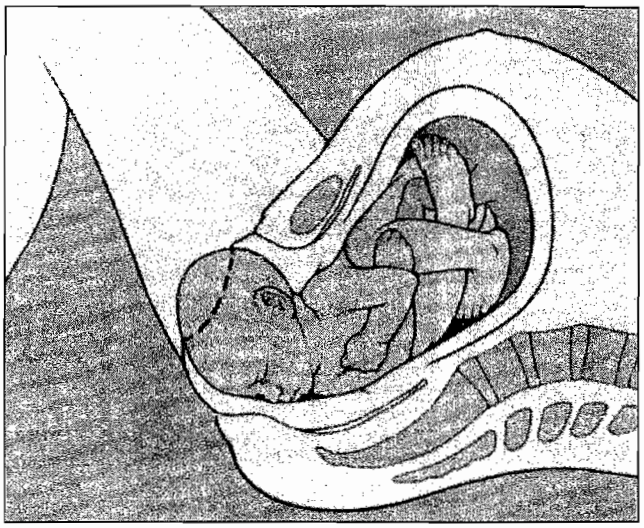


图 16.24 分娩时胎儿经过产道的姿势(仿 Leuine,1991)

在胎儿娩出后子宫继续收缩,约 15 分钟胎盘与子宫壁分离,随即排出体外,为胎盘期。胎盘娩出后,子宫强烈收缩,压迫血管裂口,阻止继续流血。

16.3.7 不孕症与生殖技术

有许多夫妇结婚多年未采取避孕措施仍不能怀孕,这便是不孕症(infertility)。不孕是一种常见病。不孕并不只是女性的问题,一部分是女性的原因造成的,一部分是男性的原因造成的,也有男女双方的原因造成的。男性的原因有睾丸产生的精子数量不足或活力不够,不能穿过阴道、子宫去与卵子会合。女性的原因有内分泌异常导致排卵不正常,输卵管堵塞妨碍卵子与精子结合等。男女一方体内有精子抗体,破坏精子的功能也会造成不孕。生殖技术能解决许多不孕问题。激素治疗可以促进精子或卵子的产生。外科手术可以疏通输卵管。但是仍有不少的不孕症未能治愈。

体外授精(*in vitro* fertilization, IVF)-胚胎移植(embryo transfer, ET)是生殖技术的一项突破。这项技术主要适用于卵巢和子宫功能正常,只是因输卵管堵塞或功能失调卵子不能进入子宫的妇女。"*in vitro*"在拉丁语中是"在玻璃容器中"的意思。体外授精是从卵巢中提取一个成熟的卵子放在玻璃容器中使之与精子结合成受精卵。大约在授精后两天,受精卵分裂成 8 个细胞,再将这个胚胎移植入子宫。第一例 IVF-ET 是 1977 年 11 月在英国进行的,1978 年 7 月 25 日诞生了第一个试管婴儿——路易丝·布朗(图 16.25)。在此以前,1959 年美籍华裔科学家张明觉曾用兔卵体外授精,再将胚胎移植到另一兔的子宫内,成功地诞生了一窝小兔,第一次证明哺乳类卵子能在体外授精。现在全世界许多主要的医学中心都能进行 IVF-ET。北京大学第三医院在张丽珠教授主持下成功地进行了 IVF-ET,1988 年 3 月 18 日诞生了我国大陆第一个试管婴儿(图 16.26)。现在还有一些大医院也能进行 IVF-ET。

图 16.25 第一个试管婴儿
——路易丝·布朗

图 16.26 中国大陆第一个试管婴儿
在张丽珠教授的怀抱中

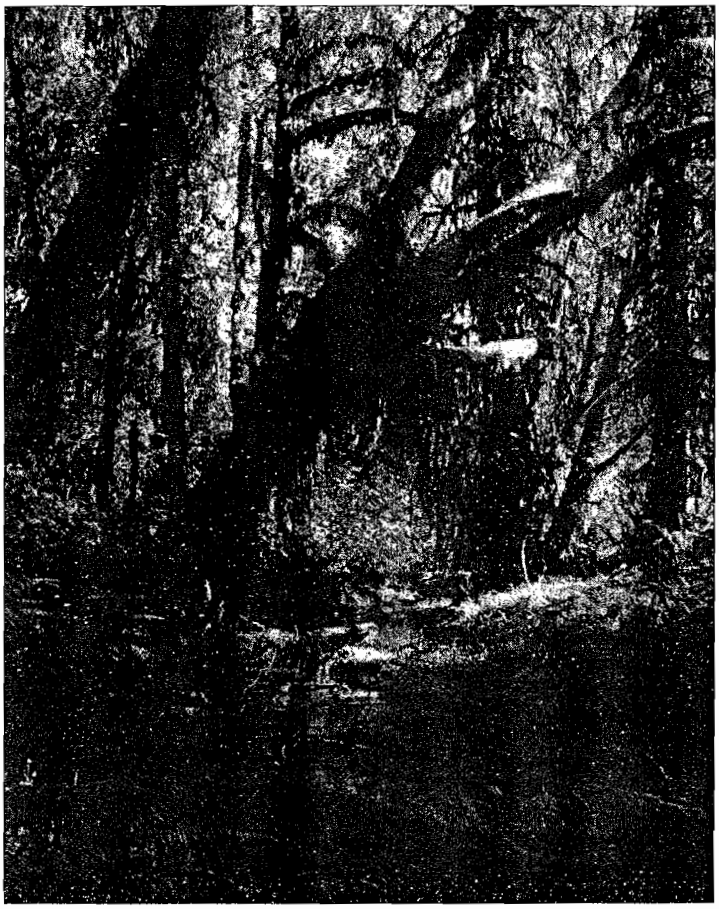
思考题

1. 有性生殖的生物学意义是什么?
2. 试述卵巢、子宫周期性变化与内分泌的关系。
3. 如何预防性传播疾病?
4. 试述生育控制的原理。
5. 胎儿的血液能与母亲的血液直接交流吗?
6. 你赞成克隆人吗,为什么?

第3篇

植物的形态与功能

17 植物的结构和生殖
18 植物的营养
19 植物的调控系统



17 植物的结构和生殖

17.1 植物的结构和功能
17.2 植物的生长
17.3 植物的生殖和发育

珙桐,又名中国鸽子树
(引自《中国大百科全书》)

植物是陆生的,不能移动位置,又必须进行光合作用来制造食物。这就决定了它们要有庞大的表面积来接受太阳光。这一特点决定了植物的基本结构,也就是要枝繁叶茂,根系庞大。由于陆生,不能在有水的环境中进行有性生殖,所以出现了特殊的生殖器官和生殖过程。本章对植物的形态、结构、生殖和发育作简要介绍。

17.1 植物的结构和功能

17.1.1 什么是植物

植物是能够进行光合作用的陆生多细胞真核生物。水稻、小麦、各种杂草、树木以及我们周围的许多绿色生物都属于这一大类。它们都属于植物界(plant kingdom)。植物界共有4种类型,苔藓植物(bryophyta)、蕨类植物(fern)、裸子植物(gymnosperm)和被子植物(angiosperm);前3类植物将在第29章讨论,这里主要讨论被子植物。许多种多细胞的藻类也是能进行光合作用的生物,它们与植物的最重要区别就是水生和陆生。

图17.1是一种多细胞的绿藻石莼属(*Ulva*)与一株典型的植物——菜豆(*Phaseolus vulgaris*)的比较。石莼周围都是水,整个植物体都能进行光合作用,也都能吸取水和养分。上陆的植物遇到的问题首先是植物体会丢失水分。于是茎和叶表面上有了角质膜(cuticle),这是植物对陆生生活的适应。但是角质膜虽不透水,却也不透气,这样植物就不能与外界进行气体交换,也难以生存。所以叶面上又出现了气孔(stoma, 复 stomata),CO_2 和 O_2 都能经由气孔扩散而出入植物体。

石莼在水中不是浮游的,因为它有附着器(holdfast)扎根于海滩的底部,漂浮在水中。至于植物,不但

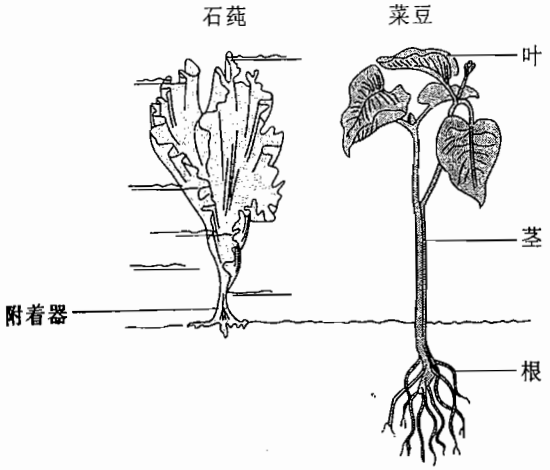


图 17.1 多细胞绿藻与植物的比较

必须扎根于土壤中，而且还必须在空气中直立，才能从土壤和空气中都获得必需的养分，所以植物体分化出根、茎和叶，有了地上部和地下部。地上部接受阳光，进行光合作用；地下部（根）吸收土壤中的水分和无机盐。

茎、叶和根的分化使得植物体内必须发生水分和营养物质的运输，根从土壤中吸收的水分和矿物质必须运送到全身各部分，叶子合成的糖类也必须运送到根和其他非绿色部分。维管组织（vascular tissue）就是执行运输功能的，它是由许多细胞组成的细小管道所组成的网络，分布在植物全身。我们看到叶片中叶脉组成的网，就是维管组织的最细小的分支。维管组织包括木质部（xylem）和韧皮部（phloem）。木质部主要由死细胞组成，是运输水分和矿物质的通道；韧皮部由活细胞组成，是运送糖类等的通道。藻类没有维管组织。

藻类和植物的另一重要区别在于生殖器官。藻类生活在水中，其配子和后代都没有失水干燥的危险，而且在水中配子也易于传播。植物则不同，其配子和后代都有失水干燥的可能。植物的卵一直在配子体中并在其中受精，藻类的精子游向卵，植物的精子包裹在花粉中由动物或风运至卵附近，发生受精作用（详见 17.2.2）。植物与藻类不同之处在于胚在雌配子体中发育，形成后代。

总之，我们可以给植物下这样一个定义：植物是适应于陆地生活的多细胞的进行光合作用的真核生物，由根、茎、叶组成，表面有角质膜，有气孔、输导组织和雌和/或雄配子囊，胚在配子囊中发育。这些重要区别说明植物与藻类十分不同，因此五界系统中把藻类列入原生生物界。但另一方面，藻类和植物有许多共同之处，是否确应属于不同的界，尚有争论。我们在本篇中所讨论的植物界不包括藻类。

植物界中被子植物远为重要，所以在此只讲被子植物。被子植物在陆地上已存在 1 亿年以上，目前约有 235 000 种之多。与我们生活关系密切的植物，如粮食作物、蔬菜、果树等都是被子植物。

植物学家又把被子植物分为单子叶植物和双子叶植物两大类，其根据是它们在结构上的特点（图 17.2），

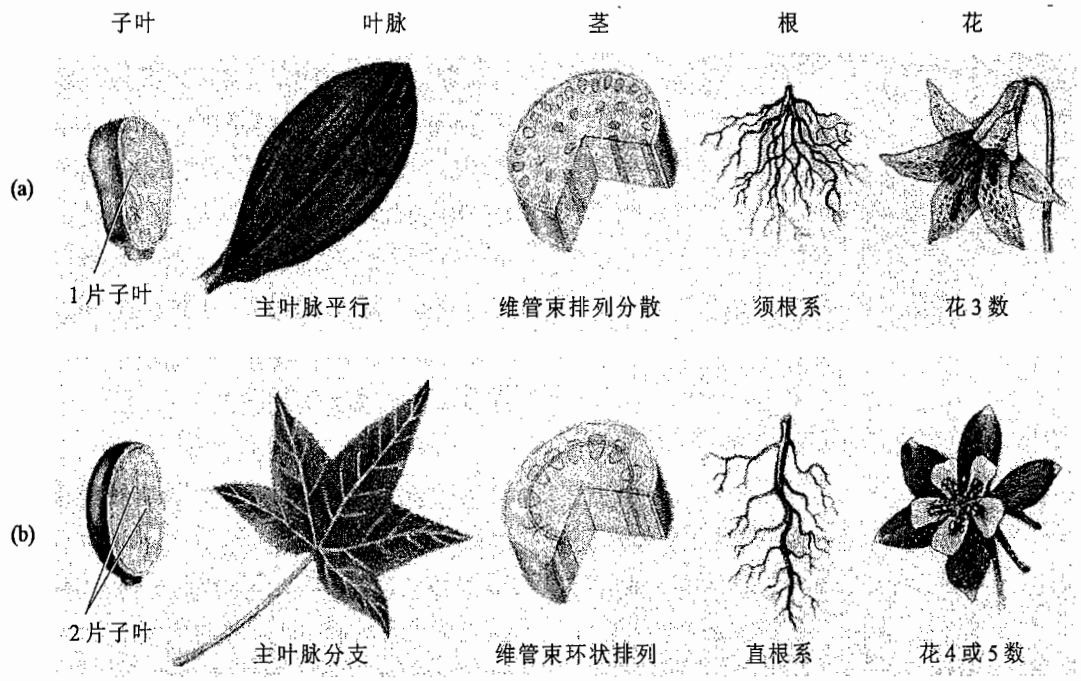


图 17.2 单子叶植物（a）和双子叶植物（b）的比较（引自 Campbell 等，2000）

首先是在胚中首次出现的叶子，即子叶(cotyledon)。胚中有一片子叶的称为单子叶植物(monocot)，有两片子叶的称为双子叶植物(dicot)。除子叶数目外，单子叶植物的叶脉是平行的，维管束排列分散，花3数(花的各个部分的数目为3或其倍数)，根为须根系；双子叶植物的叶脉呈网状，花4或5数，根为直根系。

单子叶植物共约65 000种，有禾谷类、兰花、竹、棕榈、百合等。大多数被子植物是双子叶植物，共有约170 000种。

17.1.2 植物体由各种器官组成

植物要适应陆生，必须能够从土壤中吸收水分和矿物质，从空气中吸收二氧化碳并捕获阳光以进行光合作用，还要能耐受干旱的环境。地下部的根和地上部的茎、叶共同合作，才能执行这些生活功能，地上部和地下部二者缺一不可。图17.3是一株典型的双子叶植物，图中标出了各主要器官的名称。

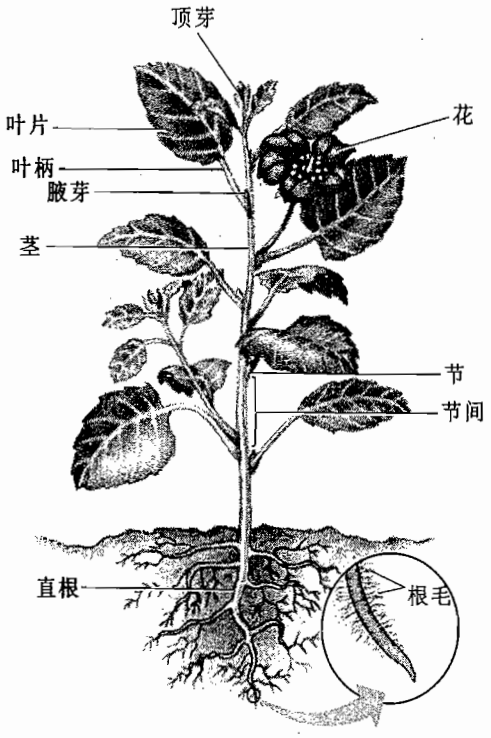


图17.3 一株典型的双子叶植物

根系有3大功能：将植物固定在土壤中，吸收水分和吸收矿物质。单子叶植物的根没有明显的主根，称为须根系。双子叶植物的根有主根和许多侧根，称为直根系。这两种根都使植物与土壤有很大的接触面积，有利于执行这3大功能。两类植物的根尖附近都有大量根毛，又使其表面积大为增加。根毛是根表皮细胞的突起，有利于吸收作用。图17.4是根尖的组成。

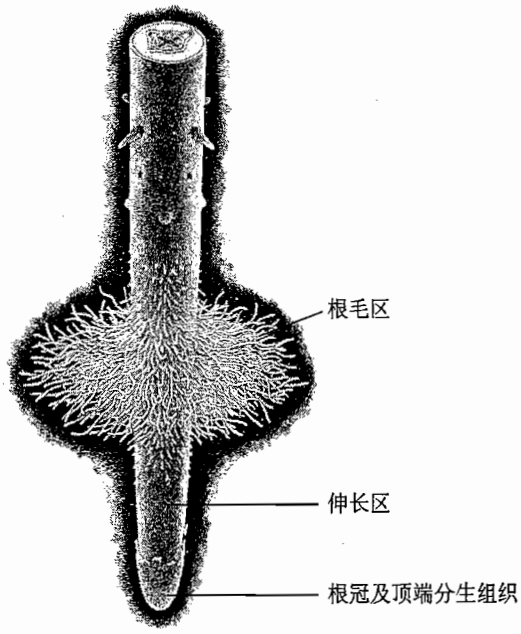


图17.4 根尖由根冠、顶端分生区、伸长区和根毛区组成(参见17.2.2)(引自 Mauseth,1991)

植物的地上部由茎和叶组成，在一定阶段还有生殖器官——花。茎使植物直立在地上，其上有节(node)，是叶片的着生处，节之间的茎称为节间(internode)。叶是进行光合作用的部位，一般有一平展的叶片(blade)，以叶柄(petiole)与茎相连。

芽是发育中的地上部，按着生部位分，芽有两种：顶芽(terminal bud)和腋芽(axillary bud)(图17.3)。芽中有发育中的叶和一系列节和节间。顶芽使植株长高，腋芽则存在于每一叶柄在茎上的着生处，产生分枝。许多植物的顶芽都会分泌抑制腋芽生长的激素，所以只有顶芽能够生长，这种现象称为顶端优势(apical dominance)。顶端优势保证植物获得最好的光照，特别是在植株密集的情况下。

植物的器官有各种变态。例如甘薯、甜菜、萝卜就是特别膨大的根，起着贮藏淀粉或蔗糖的作用。茎也有各种变态，常见的有块茎(tuber)、根状茎(rhizome)、长匍枝(runner)等(图17.5)。马铃薯是块茎，姜尾的地下茎是根状茎，草莓有长匍枝。这些变态的茎上面都有芽(如马铃薯上面有芽眼)。

植物的叶也有许多变态。仙人掌的刺(spine)

是变态的叶，豌豆的卷须(tendril)也是变态的叶，仙人掌的主体是绿色的茎，能进行光合作用，其上的刺则起保护作用，防止动物啃食。豌豆的卷须有利于植株的攀缘。总之，上述各种器官的变态都是进化上的适应。

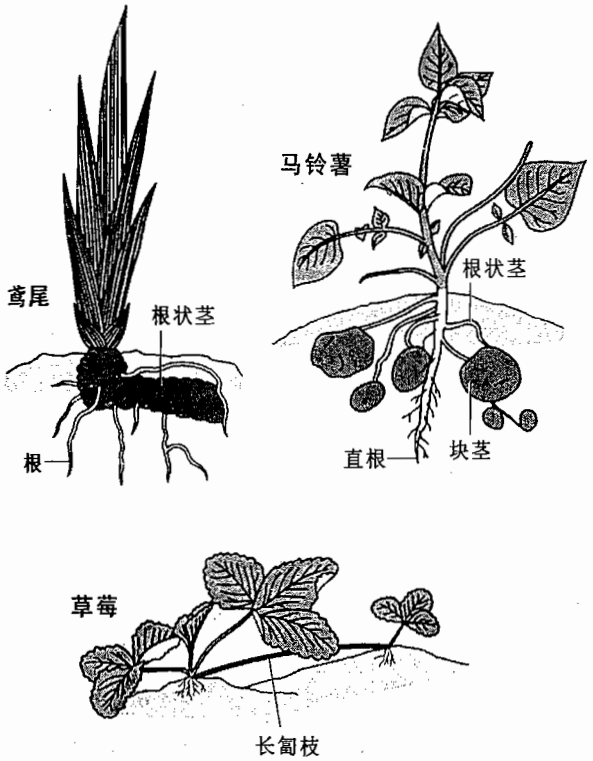


图 17.5 几种茎的变态

17.1.3 植物的器官由各种组织组成

所有植物的成熟器官基本上由 3 种组织系统所组成，这 3 种组织系统是：皮组织系统(dermal tissue system)、维管组织系统(vascular tissue system)和基本组织系统(ground tissue system)。皮组织系统包括表皮(epidermis)和周皮(periderm)。表皮覆盖于植物体表面，是植物体初生的保护层。周皮是植物的次生保护层，是替代表皮的保护组织。维管组织系统包括两类输导组织，即输导有机养分的韧皮部和输导水分及矿物质的木质部。基本组织系统位于皮组织系统和维管组织系统之间。主要的基本组织系统包括各种各样的薄壁组织(paren chyma)、厚壁组织(sclerenchyma)和厚角组织(chlerenchyma)。另外萌发中的种子和胚中还有分生组织(meristem)，其中的细胞经过反复的分裂，产生大量的细胞。这些细胞中大部分停止分裂而分化成各种组织；小部分则保留为分生组织(参看 17.2)。

图 17.6 至图 17.8 为根、茎、叶结构示意图或略图。图 17.6 是小麦根的横切面。最外面是一层排列紧密的细胞，覆盖着整个根，这就是表皮组织。水分和矿物质就是通过这些细胞进入植物体的。有些表皮细胞上面有突起，即根毛。根的中央有木质部细胞和韧皮部细胞，这些细胞组成维管组织。根中的基本组织有皮层(cortex)和内皮层(endodermis)。皮层中贮存有机养分，皮层的最里面一层细胞形成内皮层，内皮层对物质的通过有选择性，这将在下一章中讨论。

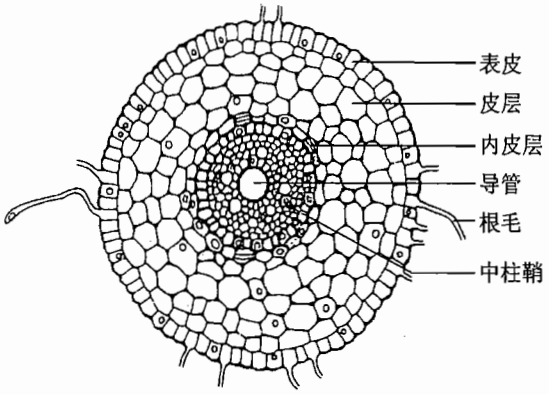


图 17.6 小麦初生根的横切面(引自周云龙，1999)

图 17.7 是玉米(a)和向日葵(b)茎的横切面。玉米是单子叶植物，茎的最外层也是表皮组织，但内部结构与双子叶植物的有所不同，二者都有维管束(vascular bundle)，但排列方式不同。玉米茎中的维管束分散在全部基本组织中。向日葵是双子叶植物，维管束排列成环状。

图 17.8 是双子叶植物叶的结构，可以看出叶中也有上述三种类型的组织。首先，叶有上下表皮，其上均有许多小孔，称为气孔，气孔由两个保卫细胞(guard cell)组成。保卫细胞膨胀和收缩以调节气孔的大小，从而调节通过气孔的气体交换和水分的逸散。

叶中的基本组织称为叶肉(mesophyll)，由含有叶绿体的薄壁细胞组成，是进行光合作用的场所。叶肉组织分两类。靠近上表皮的为栅栏组织(palisade tissue)，其细胞排列紧密，利于吸收阳光；靠近下表皮的为海绵组织(spongy tissue)，其细胞排列较疏松，细胞之间有许多间隙，利于气体在其中循环。图 17.8 为叶的横切面。叶的下表皮上气孔数目一般较多，这种适应使得叶片丢失的水分减少，因为叶片的上表皮是受到阳光直射的部位。

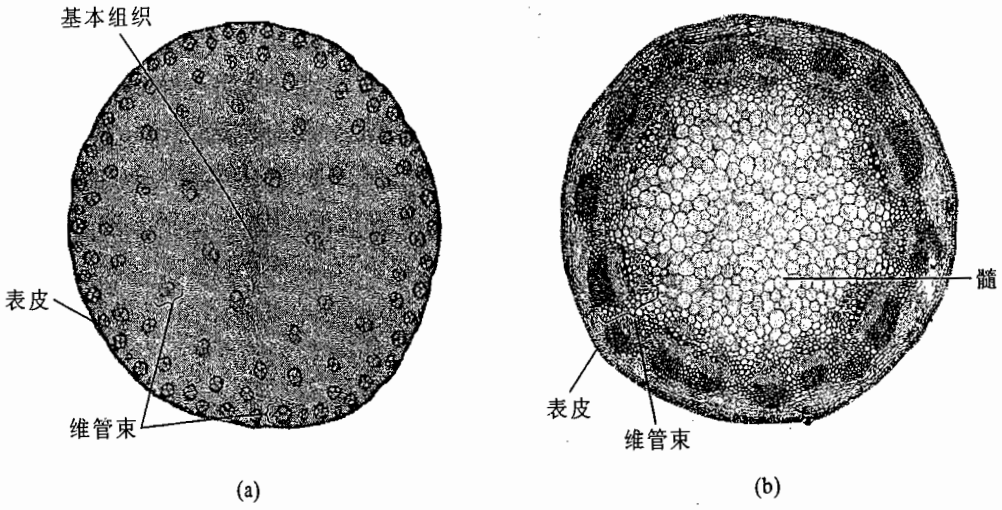


图 17.7 单子叶植物玉米(a)和双子叶植物向日葵(b)茎横切面比较(引自周云龙,1999)

叶片中的维管组织形成网状的叶脉(vein),叶脉中有由木质部和韧皮部组成的维管束,与茎部的维管束相连通。这样就保证了水分和矿物质向叶中供应,也保证了光合产物向植物的其他部分运输。

如上所述,根、茎、叶这 3 种器官都是由 3 种基本组织构成的。形成这 3 种组织的细胞则不外下列 3 种基本类型。

17.1.4 植物组织由三种基本类型的细胞组成

多细胞生物的特点之一就是不同类型细胞之间的分工不同。细胞类型的不同首先在于细胞质的不同,例如只有上述(图 17.8)进行光合作用的细胞质中有叶绿体,其他细胞中没有。其次,不同类型细胞间的区别也在于细胞壁的变化上,例如,厚薄的情况不同。

(1) 薄壁细胞(parenchyma cell)(图 17.9a)是多数植物体内数目最多的细胞,成熟后继续存活,只有很薄的初生壁,没有次生壁,一般呈多面体状,中央有一个很大的液泡(此图中未画出)。常认为薄壁细胞是"典型的"植物细胞,因为它们在结构上特化很少。不过也有例外,比如木质部中的水分输导细胞和韧皮部中的有机物输导细胞就都是薄壁细胞,是高度特化的。

水分输导细胞有两种类型:管胞(tracheid)和导管分子(vessel element),均有次生壁和木质素(图

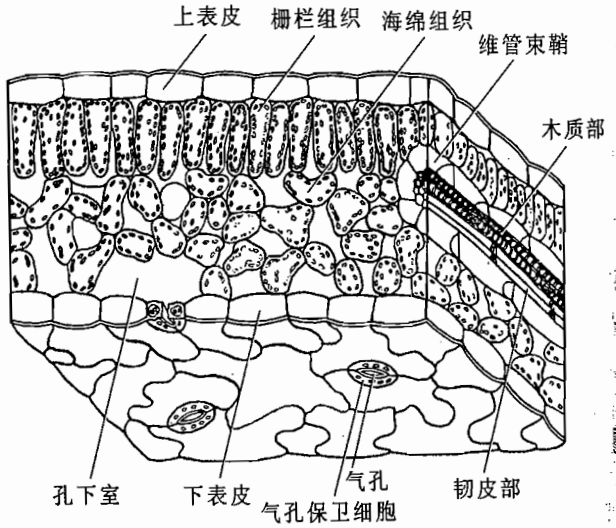


图 17.8 双子叶植物叶横切面(引自杨继,1999)

17.9d,e)。管胞长形,两端尖;导管分子较粗较短,两端不尖,有穿孔。一连串的管胞或导管顶端重叠连在一起成为长的管状结构,水分可以从根运到叶中。成熟的管胞和导管分子都是死的,起着水分通道和支持的作用。

食物输导细胞即筛分子(sieve element)(图 17.9f),它们首尾相连,形成管状。与导管和管胞不同,筛分子没有次生壁,也不含木质素,直到成熟以后,它们仍是活的。其顶端的壁称为筛板(sieve plate),上面有许多小孔,胞间连丝穿过其间,每个筛分子旁边还有一个伴胞(companion cell)。伴胞(图 17.9f)很活跃,其中的细胞核和核糖体能合成蛋白质供应给筛分

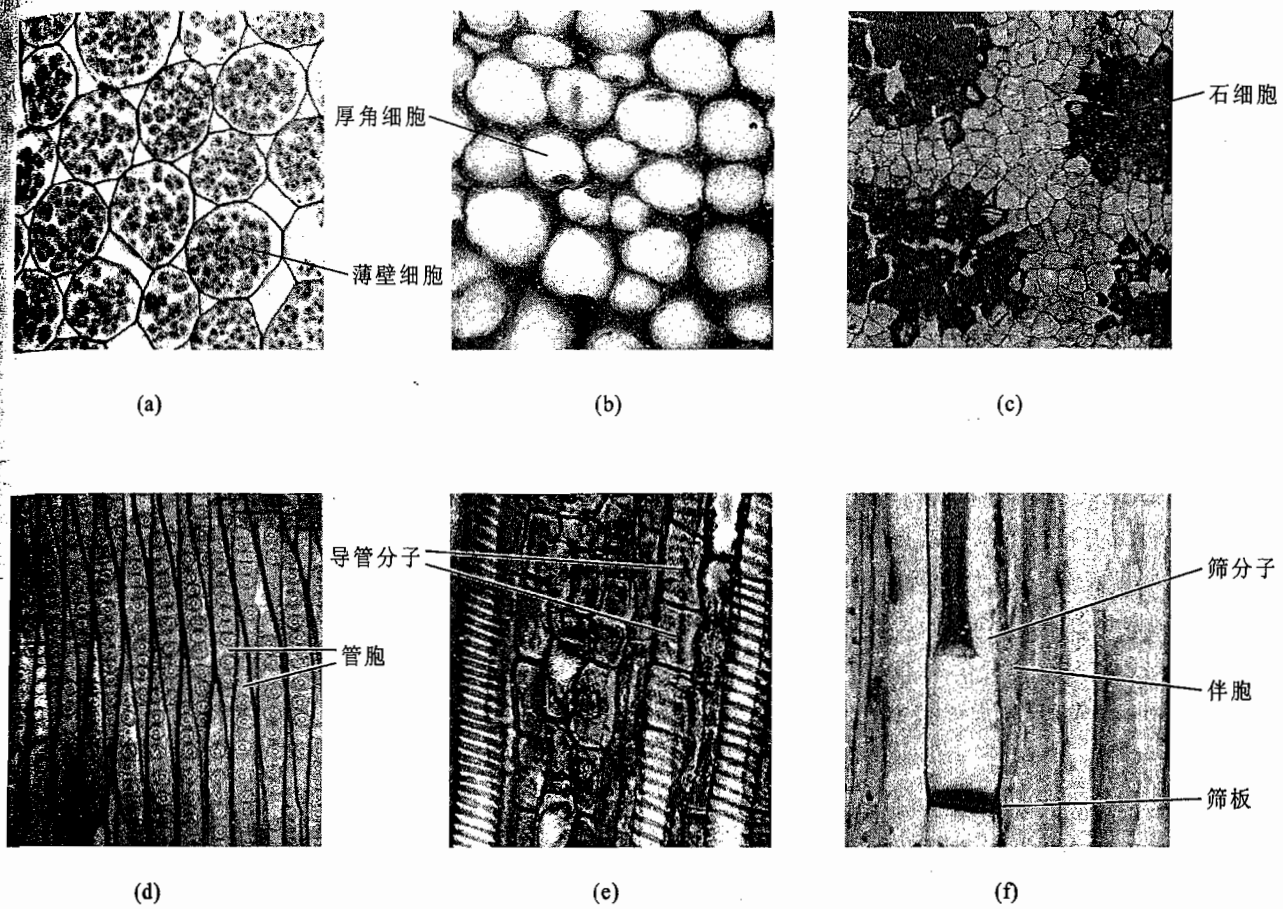


图 17.9 植物织织中各种类型的细胞

子。筛分子已失去了这两种细胞器。

薄壁细胞在植物体内执行大多数的代谢功能,合成并贮存各种各样的有机物,光合细胞就是薄壁细胞。根和茎中的某些薄壁细胞中有一些不含色素的造粉体是贮存淀粉的。许多果实的肉质组织主要是由薄壁细胞组成的。

发育中的各种类型的植物细胞都是薄壁细胞,这会便于它们在结构和功能上进行特化。特化最少并成熟的薄壁细胞一般不发生分裂,但是却保留着在特殊情况下分裂并分化成各种类型植物细胞的能力。例如在植物受到损伤后进行器官修复或需要长出新器官时,发生的就是这种情况。在实验室中甚至可以使单个的薄壁细胞再生为一整株植物。

(2) 厚角细胞(collenchyma cell) 其初生壁发生不规则的加厚(图 17.9b),也没有次生壁。成群的厚角细胞形成丝或圆柱,其功能主要是支持正在生长的植物体,随着茎的生长,这些活细胞也伸长。幼茎和叶柄的表皮下面常有厚角细胞形成的圆柱形结构(比如芹菜茎中的"筋"),起着支持作用。由于厚角细胞中没有次生壁,其初生壁中又没有木质素,所以这种细胞虽起支持作用,却不限制生长。与下文要讲的厚壁细胞不同,起作用的厚角细胞一直是活的和柔软的,并且与它所支持的茎和叶一同生长。

(3) 厚壁细胞(sclerenchyma cell) 起的也是支持作用。但有坚固的次生壁,其中有木质素(lignin)。成熟的厚壁细胞不能生长,是死细胞。有两种最常见的厚壁细胞,一种是纤维(fiber),另一种是石细胞(stone cell 或 sclereid)。纤维细胞细长,常成束存在,亚麻的纤维即其一例。石细胞比纤维短,其次生壁不规则,很硬。坚果,种皮之所以坚硬就是因为有石细胞。有些果实(如梨)中常有石细胞(图 17.9c)。

有许多植物组织是由一种以上的细胞组成的。例如维管组织,就由木质部(xylem)和韧皮部(phloem)组成,它们除分别由水分输导细胞和有机物输导细胞组成之外,还有一些厚壁细胞和薄壁细胞,所以又起着支持和贮藏食物的作用。

分生组织由分生细胞组成,详见下节。

17.2 植物的生长

植物一生中都在不断地生长(growth)和发育(development)。生长是植物物质的不可逆的增多,是细胞分裂和膨胀的结果。发育是植物体内不断发生的所有各种过程的总和。这一节着重讨论植物的生长。

17.2.1 植物生长概述

植物一生中分生组织都不断产生细胞形成新的器官。一般植物的生长是无限的,即一生中都在生长。动物的生长是有限的,植物的某些器官(例如花和叶)的生长也是有限的,即长到一定大小后就停止生长。不过,无限生长并不意味着不死,植物也会死亡。植物有一年生、二年生和多年生三大类。一年生植物(annual plant)在一年或不到一年的时间内完成其生活周期(life cycle),即从萌发到开花结实。许多重要的作物(禾谷类和豆类)都是一年生植物。二年生植物(biennial plant)的生活周期跨过两个年头。例如甜菜、胡萝卜等,第一年夏秋季生长,经过一个寒冷的冬季,第二年春夏开花结实。当然我们一般不必要等到第二年才收获,除非要得到种子。许多乔木、灌木和某些草本植物是多年生植物(perennial plant),多年生植物寿命很长,可达数百年甚至更长。多年生植物的死亡常常是由于受到病原体侵害或环境恶劣,如火灾或严重干旱。

植物所以能无限生长,是因为其体内的生长区内有始终具胚性的分生组织(meristem),分生组织的细胞会分裂而产生更多的细胞。其中一些细胞一直保持分生状态,不断产生新的细胞;另一些则特化,形成新的组织和器官。那些保持着分生状态的细胞称为原始细胞(initial cell),所形成的新细胞则称为衍生细胞(derived cell)。衍生细胞在一定时间内还会继续分裂,直到所产生的新细胞在新组织内发生特化为止。

植物生长的模式决定于分生组织在植物体内的位置。位于根尖或茎尖的顶端分生组织(apical meristem)产生的细胞使植物体(茎和根)的长度增加。这种延长是初生生长(primary growth)的结果,它使根在土壤中广泛分布,使枝叶繁茂,尽可能多地接受阳光和二氧化碳。植物还有次生生长(secondary growth)。次生生长使初生生长所形成的根和地上部继续加粗。次生生长的来由是侧生分生组织(lateral meristem)。侧生分生组织分两类:微管形成层和木栓形成层。微管形成层产生次生木质部和次生韧皮部,木栓形成层产生周皮,周皮替代表皮,起保护作用(参看图17.10)。

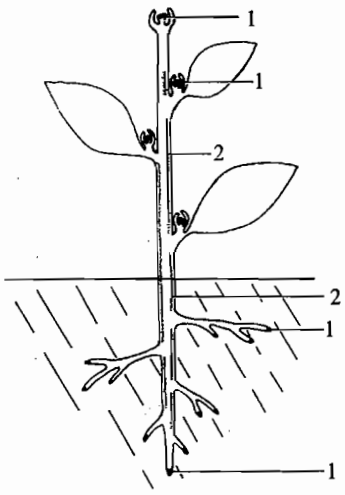


图 17.10 植物体中分生组织的分布 1. 顶端分生组织 2. 侧生分生组织。3. 居间分生组织(引自周云龙,2004)

有些植物,在已分化的成熟组织之间夹着一些完全分化的分生组织,称为居间分生组织(intercalary tissue)。例如小麦、玉米等的植株,在节间的下方分布着居间分生组织(图 17.10),韭菜、葱等叶子的基部也有居间分生组织。居间分生组织属于初生分生组织,其中细胞的分裂活动使植株迅速长高(拔节)使叶片长长。

在木本植物体内,初生生长与次生生长在不同位置同时发生。初生生长仅限于最幼嫩的部分,根尖和茎尖,这里有顶端分生组织。侧生分生组织在根和茎较老的部分,距顶端稍远处,次生生长使植体加粗。每一个生长季,初生生长使茎和根加长,次生生长则使它们加粗加固。

17.2.2 根和茎的初生生长

根的初生生长

根的顶端有一个罩状结构,称为根冠(root cap),保护着根的顶端分生组织,当根在土壤中生长时,可以使顶端免于被土壤颗粒擦伤。同时根冠细胞糊的多糖类物质起着润滑剂的作用(图 17.11)。在长度方面的生长集中在从根尖向上的 3

内:细胞分裂区、细胞伸长区和细胞分化区。这3个区域之间没有明显的界限。

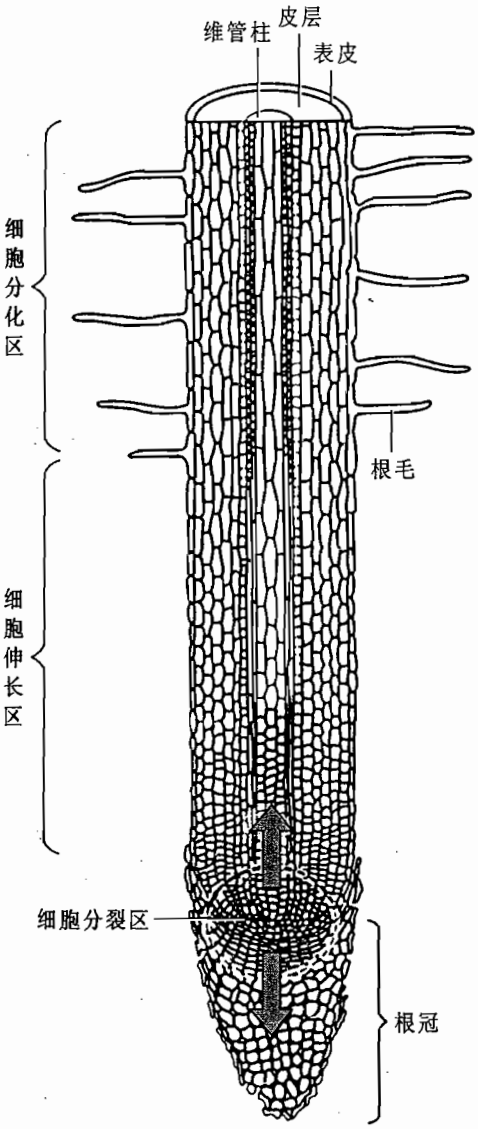


图 17.11 根尖的纵切面(引自 Campbell 等,2000)

细胞分裂区包括顶端分生组织和由它产生的初生分生组织(primary meristem)。顶端分生组织位于细胞分裂区的中央,它产生初生分生组织的细胞,也产生由于擦伤而损失的根冠的细胞。

位于顶端分生组织紧上面的是一些在一定时间内继续分裂的细胞,它们组成初生分生组织。初生分生组织包括原表皮层(protoderm)原形成层(procambium)和基本分生组织(ground meristem)三部分,它们分别产生根的三种初生组织,即皮组织、维管组织和基本组织。

细胞伸长区中发生细胞的伸长,但细胞分裂区与伸长区是相重叠的。分生组织产生新的细胞作为生长的基础,但负责生长的实际上是细胞的伸长,细胞可能伸长达20倍之多。伸长将包括分生组织在内的根尖向前推进。

根细胞在完成伸长之前即已开始在结构上和功能上的分化,即细胞分化在细胞伸长区中即已开始。在分化区内,初生生长所产生的三种组织已完成其分化,它们的细胞在功能上已经成熟。

根的初生组织

根中由三种初生分生组织产生的三种初生组织是:表皮(epidermis)、皮层(cortex)、维管柱(vascular cylinder)。图17.12和图17.13分别是单子叶植物(玉米)和双子叶植物(毛茛)根的横切面。从这两张图可以看到,根的初生结构中,由外向内的这三个部分。

表皮是根最外面的一层细胞,来源于初生分生组织的原表皮。表皮细胞呈砖形,排列整齐紧密,其外面的壁上有角质膜,有些表皮细胞特化成根毛。

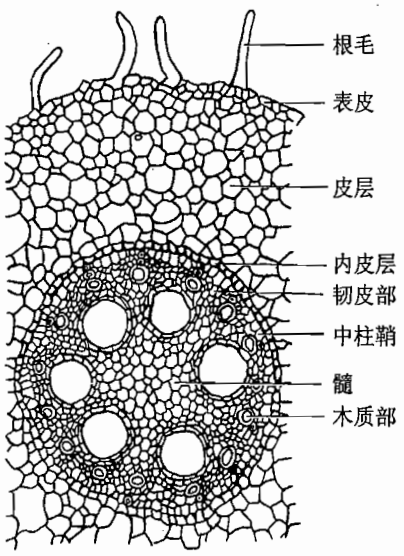


图 17.12 玉米根的横切面(引自周云龙,2004)

表皮之内、维管柱之外有许多层薄壁细胞组成的皮层。皮层细胞较大,其中有大的液泡,排列疏松,有明显的细胞间隙。皮层的最内一层细胞叫内皮层(endodermis),内皮层对物质进入植物体内有重要作用,将在18.1.2详述。

内皮层之内是维管柱(vascular cylinder)亦称中柱(stele)。木质部和韧皮部都在维管柱中发育。双子叶植物(如毛茛)和单子叶植物(如玉米)的主要区别在于维管柱中木质部和韧皮部的排列。在双子叶植物的

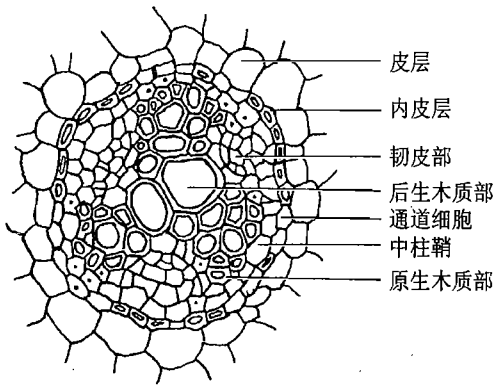


图 17.13 毛茛根横切(引自周云龙,2004)

根中(图 17.12),维管柱中央的部分并不是已分化的细胞,而是未分化的薄壁细胞(髓)。

在维管柱最外层,紧贴着内皮层细胞有一层薄壁细胞,称为中柱鞘(pericycle)。中柱鞘细胞可以再度转变为分生细胞,重新分裂。由这些细胞发生有丝分裂而形成的细胞团会形成侧根而伸长,穿过皮层而从主根上伸出去。侧根的维管柱仍与初生根的维管柱相连,使得整个根系中的维管系统成一个整体。

茎的初生生长和初生结构

茎的顶端分生组织在顶芽的顶端,是一团进行分裂的细胞,呈半球形。顶端分生组织的细胞发生分裂,分裂区下面是伸长区,此区的细胞伸长,将顶芽向上推,伸长区下面是分化区,分化出不同的组织。图 17.14是茎尖初生生长示意图。

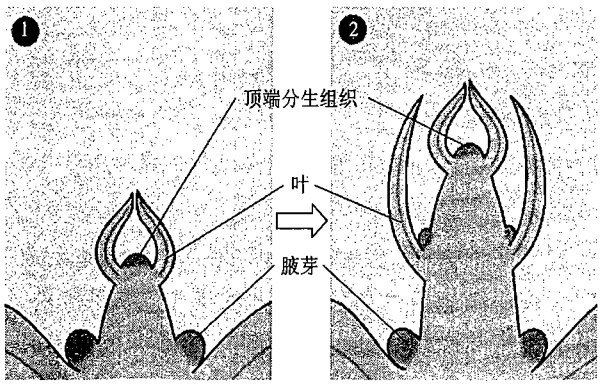


图 17.14 芽的初生生长示意图

幼茎最外面的一层细胞就是表皮,来源于初生分生组织的原表皮。表皮细胞的壁一般较薄,外面有一层角质膜,防止病菌的侵入。

表皮之内是皮层,由多层排列疏松的薄壁细胞组成。皮层的外围可能分化出厚角组织。近表皮处的薄壁细胞和厚角细胞中常含有叶绿体,所以幼茎呈绿色。茎中一般没有内皮层,所以皮层和维管组织的界限不如根中清楚。

皮层以内是维管柱。多数双子叶植物的维管柱包括维管束、髓和髓射线三部分。初生维管束是由初生木质部和初生韧皮部组成的束状结构,通常韧皮部在外面,木质部在内面。初生韧皮部由筛管、伴胞、韧皮纤维和韧皮薄壁细胞组成,主要功能是输送有机物。初生韧皮部中最主要的组成部分是筛管。许多筛分子纵向连接成为筛管,筛分子是长形的薄壁细胞,其中有活的原生质体。伴胞是和筛分子相伴而生的薄壁细胞,在筛分子旁边。初生木质部由导管、管胞等组成。导管由导管分子首尾相连而成。

髓是茎的中心部分,由薄壁细胞组成。髓中含有各种内含物,如淀粉粒、鞣质和无机物的晶体等。髓射线(pith ray)是维管束之间的薄壁组织。位于皮层和髓之间。其作用是横向运输和贮藏营养物质。

在大多数双子叶植物中,维管束排列成环(参看图 17.15);在单子叶植物的茎中,维管束分散在基本组织中(图 17.16)或是排列成两环(如小麦)。

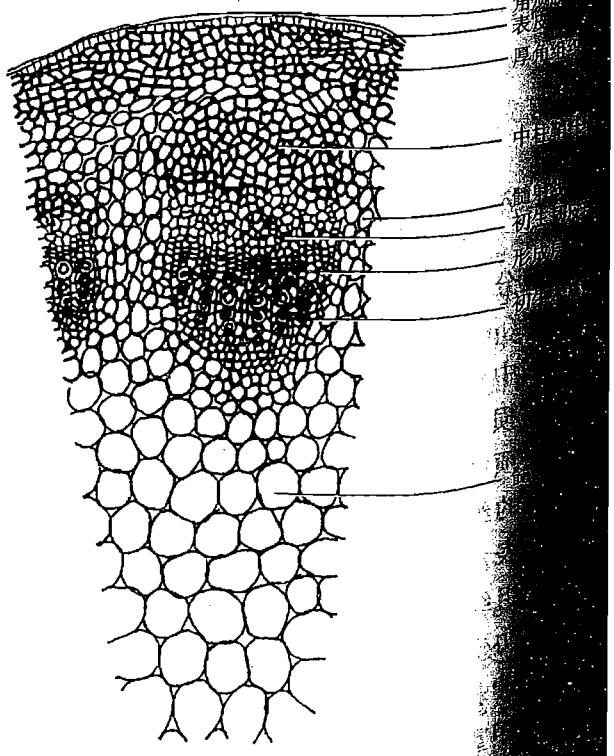


图 17.15 向日葵幼茎横切示初生结构(引自周

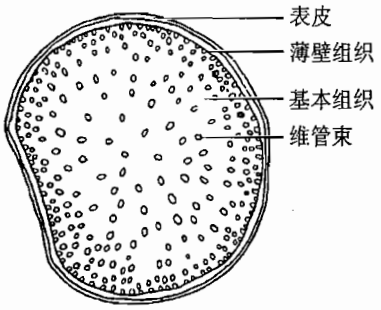


图 17.16 玉米茎横切面(引自周云龙,2004)

17.2.3 根和茎的次生生长

大多数双子叶植物的茎和根会发生次生生长,但叶不会。次生生长产生的组织使植物体变粗。在次生生长中起作用的是侧生分生组织(lateral meristem):维管形成层(vascalar cambium)和木栓形成层(cork cambium)。维管形成层产生次生木质部和次生韧皮部,木栓形成层则产生一层取代表皮的保护组织即周皮。裸子植物都有次生生长,被子植物中则只有双子叶植物有次生生长。

维管形成层与次生维管组织的产生

维管形成层向内产生次生木质部,向外产生次生韧皮部(图17.17)从而使茎加粗。重要的是要了解初生生长和次生生长是同时发生的,但发生的区域不同。顶端分生组织使茎伸长,而次生生长则在茎下部开始。那么,初生的植物体如何将初生生长转变为次生生长呢?原因在于维管形成层的形成。在形成维管束时,在初生韧皮部和初生木质部之间保留了一层具有分裂潜能的细胞,这些细胞后来发生横向分裂,产生了束中形成层(fascicular cambium)。随着束中形成层的活动,一部分髓射线薄壁细胞也恢复分裂能力,形成束间形成层(interfascicular cambium)。束中形成层与束间形成层连接起来,便形成了维管形成层(图 17.18)。

随着年复一年的次生生长,一层一层的次生木质部积累起来,形成我们所说的木材。木材主要由管胞、导管分子和木纤维组成。这些细胞在成熟时都是死的,有厚的、木质化的壁,所以木材坚硬。在温带,多年生植物的次生生长有季节性变化。每年冬季,维管形成层休眠,生长中断;次年春季,次生生长又恢复。春季长出的管胞和导管分子较夏季长出的大,而且壁也较薄。所以很容易区分早材(early wood)(或春材)和

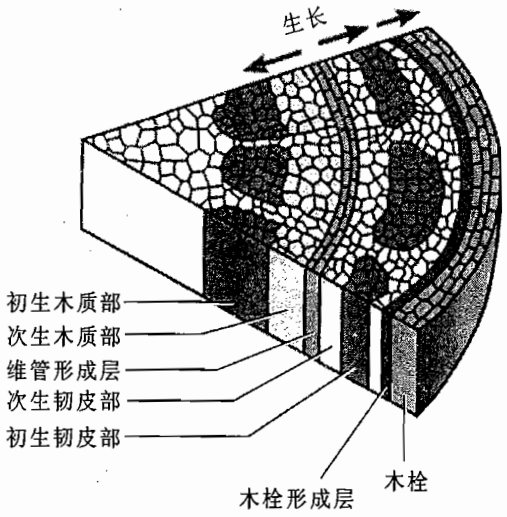


图 17.17 木本植物茎的次生生长(引自 Campbell 等,2000)

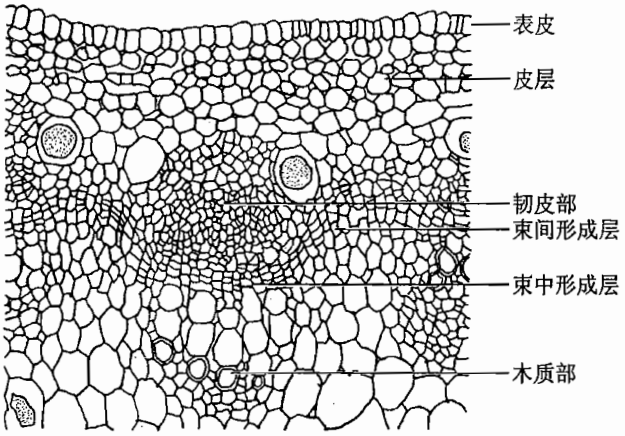


图 17.18 维管形成层的形成(引自周云龙,2004)

晚材(late wood)(或夏材)。

春材的结构优化了水分的运输,使得水分容易运到旺盛生长的部分,特别是迅速膨大的叶片中。虽然夏材中的厚壁细胞运输水分较慢,但它们给予树木更强有力的支持。在温带树干的横切面上所看到的清晰的年轮就是维管形成层逐年活动的记录,计算年轮的数目,就可以估测树龄。

在多年生木本植物茎的次生木质部中,形成层每年向内形成木质部,结果越靠近中心的木质部年代越久,因而有了心材(heartwood)和边材(sapwood)之分。边材是靠近形成层的部分,颜色较浅,是近 2~5 年内形成的。心材颜色较深。是次生木质部的中心部分,是早年形成的,不仅都是死细胞,而且有一些物质如树脂、鞣质等侵入细胞壁。心材坚硬耐磨,而且有特殊的色泽。某些树木的心材有

工艺上的特殊价值。

木栓形成层和周皮的产生

在次生生长早期,初生生长所产生的表皮逐渐裂开,死亡。表皮为新的保护组织所取代,这种保护组织是由木栓形成层产生的。木栓形成层是分生组织,向外分裂形成木栓层,向内分裂形成栓内层(图 17.19)。随着木栓层中木栓细胞的成熟,其壁中聚集一种蜡质,称为木栓质(suberin),随后就死去。木栓组织的功能是保护茎使免受机械的伤害和病原体的侵害。而且由于木栓是蜡质的,它也保护茎不致丢失水分。一层一层的栓细胞加上木栓形成层共同组成周皮(periderm)。周皮取代初生生长中形成的表皮,起保护植物体的作用。周皮上有局部的裂孔,这是由于这里的木栓形成层的细胞非常活跃而产生的。这些裂口称为皮孔(lenticel),皮孔使得树干内的活细胞能与外界交换气体,以利于细胞呼吸的进行。图 17.20 是皮孔的结构。

树皮(bark)包括维管形成层外面的所有组织,其

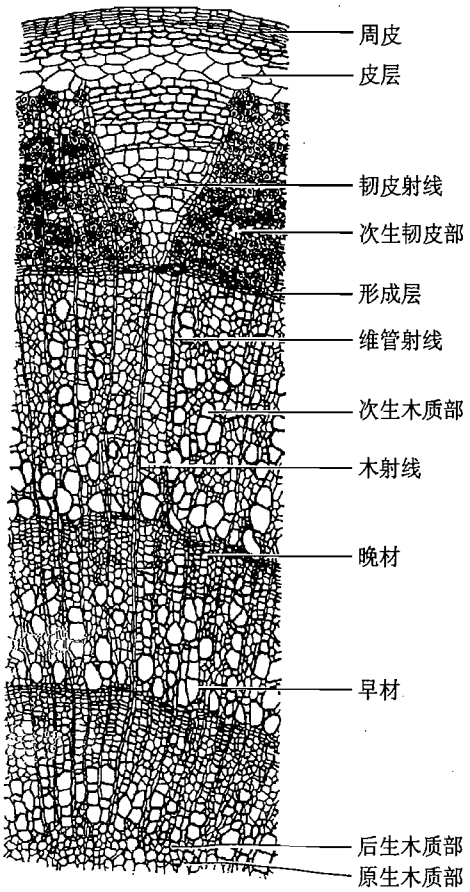


图 17.19 椴树三年生茎横切(引自周云龙,2004)

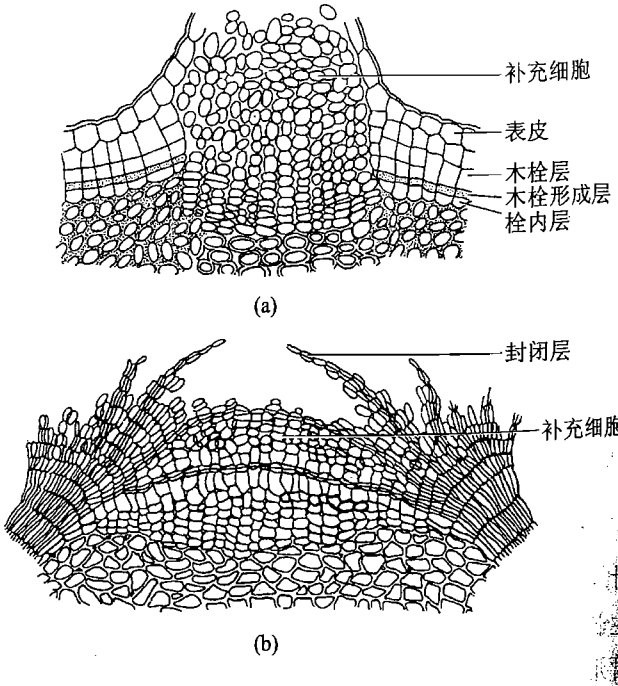


图 17.20 皮孔的两种类型 (a) 接骨木(*Sambucms nigre*)的未成熟皮孔。(b) 李属(*Prunus avium*)的成熟皮孔(引自周云龙,2004)

含义比周皮更广泛。从内向外数,树皮包括次生韧皮部、木栓形成层和木栓层,换言之,树皮就是周皮加上韧皮部。

木栓形成层有一定寿命,最初形成的木栓形成层一般只活动几个月。茎继续增粗,原来的周皮裂开,新的木栓形成层又在木栓层内产生,如此不断深入,所以最终没有皮层留下来,而次生韧皮部中的薄壁细胞则发育成为新的木栓形成层。

只有最幼嫩的次生韧皮部才起运输糖分的作用,这种韧皮部在木栓形成层的内面。在木栓形成层外的较老的次生韧皮部则已死去,起着保护树干的作用,最后则在次生生长的后期随着树皮一同脱落。这就是次生韧皮部为什么不像次生木质部那样年复一年地积累起来的原因。

图 17.21 概括了木本植物的茎的初生组织和次生组织之间的关系。

根的次生生长

根的次生生长与茎的类似,两种侧生分生组织——维管形成层和木栓形成层——发育并产生次生组织。维管形成层在维管柱内形成,向内产生次生木质部,向外产生次生韧皮部。随着维管柱直径的增大,皮层和表皮裂开并脱落,于是由中柱鞘上形成木栓形成层并产生周皮。周皮与初生的表皮不同,它是

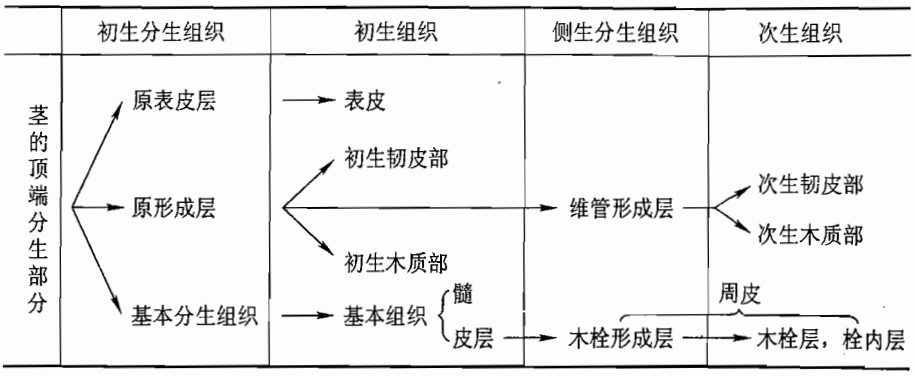


图 17.21 木生植物的茎初生组织和次生组织的关系

水的，所以只有根的最幼嫩的部分才负责从土壤中吸收水和矿物质。根的较老的部分，具有次生生长的，只起着固定植株和向地上部运输水分和矿物质的作用。

年复一年，根逐渐木质化，其次生木质部中也有年轮。维管形成层外面的组织也形成厚而坚硬的树皮。大量的次生生长使得根和茎没有多大的区别。

17.3 植物的生殖和发育

能否产生能育的后代是任何一种生物适应性的唯一标志。从进化的观点来看，可以认为植物的全部结构和功能的终极目标都是繁殖自身。

17.3.1 被子植物的有性生活周期

所有植物（即被子植物、裸子植物、蕨类植物和苔藓植物）生活周期的特点是有世代交替（alternation of generations），即单倍体（n）世代和二倍体（$2n$）世代相互交替而产生另一个世代。二倍体世代称为孢子体（sporophyte），它通过减数分裂产生单配体孢子。孢子发生有丝分裂，形成多细胞的雌、雄单倍体植物，即配子体（gametophyte）。配子体经过有丝分裂和细胞分化，发育并产生配子——精子（sperm）和卵（egg）。受精作用产生二倍的合子（zygote），合子经过有丝分裂形成新的孢子体。图 17.22 就是被子植物生活周期的概要。

被子植物以孢子体为主要世代，我们看到的植物都是孢子体。其他植物的世代交替各有其特点，将在第 29 章中分别介绍。

被子植物的生殖器官是花（图 17.23）。花的各个部分即花瓣（petal）、萼片（sepal）、雄蕊（stamen）和心皮（carpel）。它们都是变态的叶。花中的生殖器官是雄蕊和心皮。雄蕊顶端是花药（anther），花粉粒即产生于其中。

心皮是构成雌蕊（pistil）的基本单位，其顶端是柱头（stigma），是接受花粉粒的部位。雌蕊下端是子房（ovary），子房与柱头之间是花柱（style），子房中有胚珠（ovule）。一朵花可能不只由一个心皮组成。

在被子植物进化过程中，花有许多变异。具有全部花器官——萼片、花瓣、雄蕊和雌蕊——的花称为完全花（complete flower），缺少一种或几种花器官的花称为不完全花（incomplete flower）。例如，禾本科植物的花就是不完全花，因为没有花瓣。

生殖器官是否完全又使花分为单性花（unisexual flower）和两性花（bisexual flower）。两性花是既有雌蕊又有雄蕊的，但不一定都有花瓣和萼片。单性花则或是缺少雄蕊，或是缺少雌蕊，分别为雄花和雌花。一株植物上既有雌花又有雄花的植物称为雌雄同株的（monoecious），否则就是雌雄异株的（diecious）。玉米是雌雄同株的，顶端是雄花的花序，下面的是雌花序。银杏是雌雄异株的，有雄株和雌株之别。

受精作用发生在胚珠中，受精的胚珠发育成种子，子房则发育成果实。果实保护种子并有利于其散布。种子在适宜条件下萌发，成长为新的植株。

植物的有性生活周期中最关键的步骤是受精作用。图 17.24 即为被子植物生活周期中的双受精作用。如前所述，所有的植物都有世代交替，即单倍（n）的配子体和二倍（$2n$）的孢子体，互相交替。所有的裸子植物和被子植物的根、茎、叶、生殖器官的主要部分，都是二倍的。孢子体产生的特殊结构——花药和胚

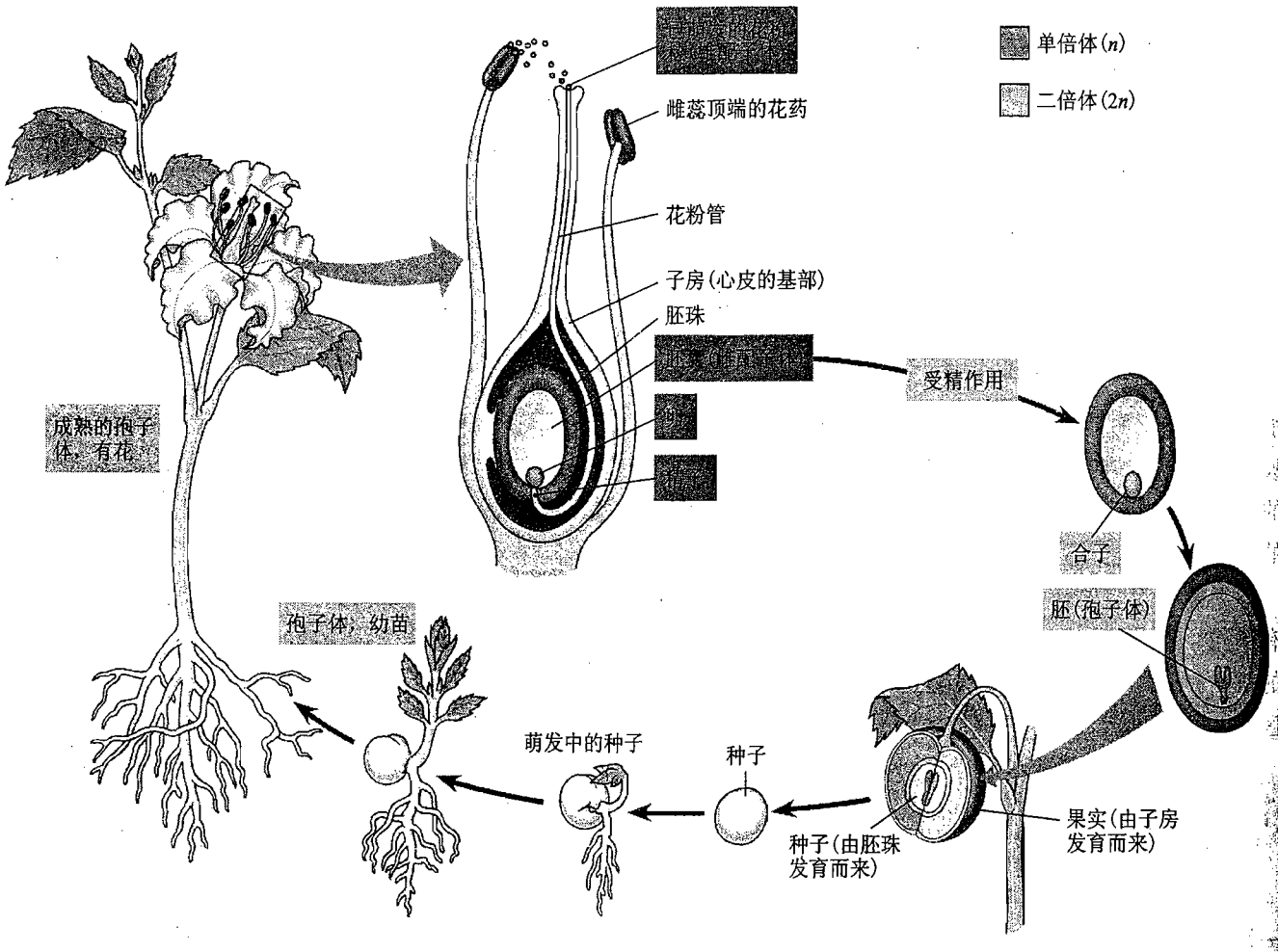


图 17.22 被子植物生活周期概要(引自 Campbell 等,2002)

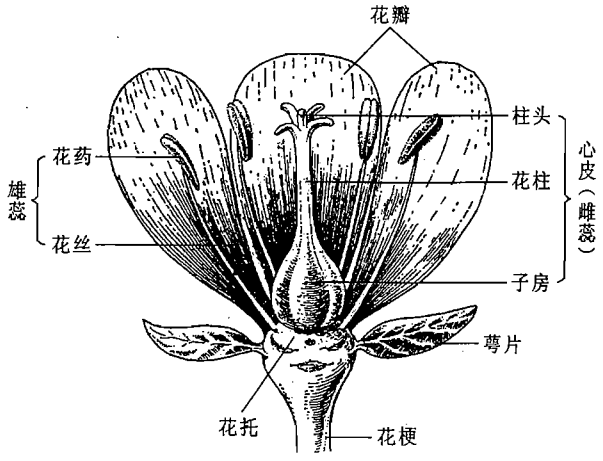


图 17.23 花的结构

珠——才发生减数分裂,形成单倍的孢子,这些孢子再发生有丝分裂,产生多细胞的配子体。配子体通过有丝分裂产生配子,雌雄配子通过受精作用结合,形成二倍的合子。合子发生有丝分裂然后逐步发育成新的孢子体,于是生活周期完成。

我们只能直接看到被子植物和裸子植物的孢子体,有时会看到花粉(雄配子体),只有在显微镜下才能看到雌雄配子体的详细情况。

让我们从雄配子体花粉粒的形成开始讨论植物的生活周期。花药中的花粉母细胞会进行减数分裂,产生 4 个单倍的孢子(这就是雄配子体的开始),每一个孢子又发生有丝分裂,产生两个单倍的细胞,一个叫营养细胞(vegetative cell),或称粉管细胞,一个叫生殖细胞(generative cell),这两个细胞组成花粉粒(pollen grain),花粉粒外面有壁。从花药中释放出来的就是花粉粒(图 17.24)。

另一方面是雌配子体(即胚囊,embryo sac)的形成,这一过程发生在胚珠中。一朵花的子房中一般有

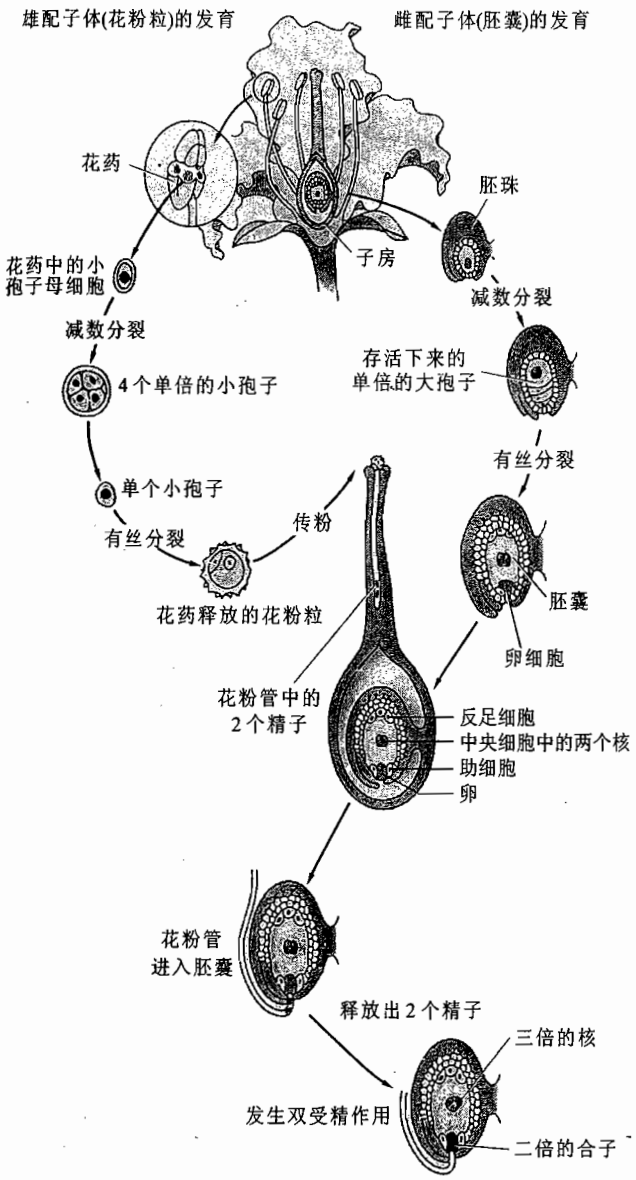


图 17.24 被子植物雌雄配子体的形成和双受精作用
(引自 Campbell 等,2000)

多个胚珠,图 17.24 中只画了一个。正在发育的胚珠中有一个中央的细胞,周围有许多个小的细胞保护着它。这个中央细胞膨大并发生减数分裂,产生 4 个单倍的孢子。这 4 个孢子中通常只有一个存活,长大并发生有丝分裂,产生一个多细胞的结构称为胚囊,其余 3 个孢子都退化。孢子体产生的胚囊中,有一个大的,具有两个单倍体核的中央细胞。胚囊中另外还有几个细胞,其中有一个特别重要的就是卵细胞。

受精作用的第一步是传粉(pollination),即花粉粒由于风或昆虫等的作用落到柱头上并在其上萌发,营养细胞质从花粉外壁的薄弱区域(如萌发孔)突出形成花粉管并穿入柱头。随后,营养细胞和生殖细胞的核进入生长中的花粉管,处于其前端。花粉管在花柱中延伸到达子房。同时生殖细胞发生有丝分裂,产生两个精子。当花粉管到达胚珠时,它经由一个小孔进入胚囊,将两个精子都释放出来。一个精子与卵结合,形成合子,另一个精子则与胚囊中大的中央细胞结合,形成三倍($3n$)的细胞。这一过程称为双受精作用(double fertilization),是仅发生于被子植物中的现象。

17.3.2 果实和种子的发育

双受精作用发生后,胚珠逐步发育成种子(图 17.25)。胚珠中有一个合子和一个三倍的细胞。合子先分裂成为两个细胞,其中的一个细胞经过多次分裂成为聚集在一起的许多细胞,就是胚;另外一个细胞则经过多次分裂形成一串细胞,这就是胚柄,胚柄将胚推入胚乳中。胚乳又从何而来呢? 原来那个三倍体的胚乳母细胞经过多次分裂形成多细胞的胚乳(endosperm),

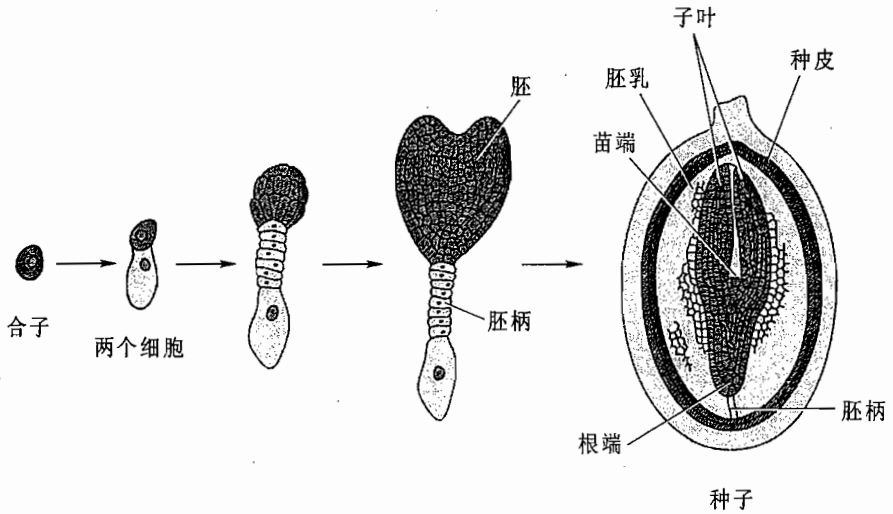


图 17.25 双子叶植物胚的发育

其中有大量养分,供胚胎利用。图 17.25 中胚有两个突起,就是子叶。双子叶植物有两片子叶,单子叶植物只有一片子叶。

胚珠发育的结果是形成种子。胚珠的珠被失去大部分水分,成为种皮,包被着胚和胚乳。种子的发育到此告一段落并进入休眠(dormancy)。种子的休眠是指其生长和发育暂时停止,这是重要的进化适应现象。休眠期间,种子可被散布,直到环境适宜时才开始萌发,形成新的植株。

图 17.26 为菜豆的种子和玉米的籽粒。菜豆是双子叶植物,它的成熟的胚是一个称为胚轴的细长的结构和着生其上的 2 片子叶组成。子叶下方的胚轴部分称为下胚轴(hypocotyl),最下端是胚根(radicle)。子叶上方的胚轴为上胚轴(epicotyl),最上端是胚芽(plumule)。菜豆种子没有胚乳,因为在种子形成过程中其子叶已将胚乳中的养分全部吸收了。

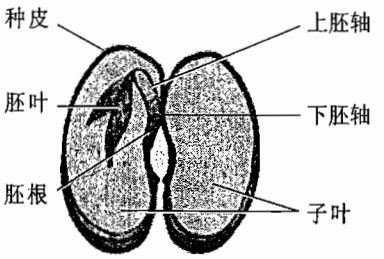
单子叶植物玉米的籽粒实际上是果实,其中有一粒种子。玉米粒的最外层是干燥的果皮,与种皮紧密结合在一起。玉米籽粒中胚乳很大,只有一片子叶,一般称之为盾片。

果实是成熟的子房,现以菜豆为例说明果实的发育。受精后不久,花瓣就脱落,激素的变化使得子房迅速膨大,壁加厚,形成果实,子房中的胚珠发育成种子。食用的带荚豌豆(即豌豆的荚果,市场上所谓荷兰豆)就是在果实形成初期采摘的,完全呈绿色。继续发育,豆荚就会变干,呈褐色,并且裂开,将种子释放出来。

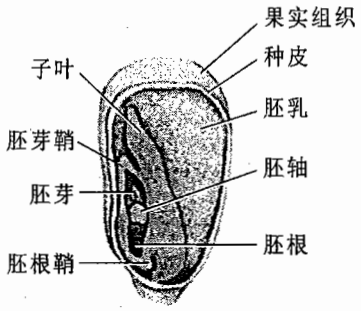
某些被子植物中,花的其他部分也参与果实的形成。例如苹果的花中,子房埋在花托之内,我们所吃苹果的肉质部分主要来自花托;我们扔掉的那部分,才是来自子房的真正意义上的果实。

草莓和莲蓬是聚合果(aggregate fruit),因为它们是由具有多个分散(离生)心皮的花发育而来的。还有一种复果(multiple fruit),是由许多花发育而来的,这些花聚合成簇,各个花朵的子房壁加厚时,便融合在一起,形成了一个“果实”。菠萝就是复果。

当种子完成其发育时,果实也就成熟了。像大豆或豌豆这样的干果,成熟时能够裂开以释放其中的种子。肉质果实的成熟较复杂,它是由几种激素相互作用的许多步骤控制的。这类果实成熟后动物喜欢食用,这便于其种子的散布。这种成熟过程包括酶消化其细胞壁,使果实变软;颜色由绿变为红、黄、橙;其中的有机酸或淀粉转变为糖。成熟果实中糖的浓度可高达 20%。这些特性是人工培育各种果树以提供多种多样美味水果的基础。



菜豆种子(双子叶)



玉米籽粒(单籽叶)

图 17.26 菜豆种子和玉米籽粒的结构

17.3.3 种子萌发是生活周期的继续

人们常常认为种子萌发是植株生命的开始,但事实上种子中已经有一株微型的植株。所以,萌发只是暂时中断的生长和发育的恢复而不是生命的开始。

成熟时,种子发生脱水作用而进入休眠状态,这是一种代谢速率特别低而中断了一切生长发育过程的状态。使种子恢复其生长发育的过程则称为打破休眠。有些种子只要环境条件适合就会萌发,有的种子则必须停留在休眠状态一定时期,环境条件合适才会萌发。

休眠的打破常常需要特定的环境条件。例如某些沙漠植物的种子,只有下过大雨之后才会萌发,因为如果它们过早萌发,可能又会遇到干旱而使幼苗枯死。在自然火灾多发的地区,常常需要高温打破种子的休眠。冬季严寒地区的植物,其种子的休眠期常较长;春季或秋季播下的种子,常常要到次年春季才萌发。有些常小的种子,例如某些品种的莴苣或烟草,需要光才能

萌发。有些种子的外壳需要化学试剂的处理将其软化后才能萌发,这就保证了这些种子只有经过动物的消化管才能打破休眠,这使得它们可能被带到远处后才萌发,有利于其散布。

休眠种子能够保有其活力的时间因植物种类而异,从数年到数十年甚至更长时间不等。一般而言,存留一、两年不成问题。所以在火灾、旱灾、涝灾或其他环境灾变发生后植被会迅速恢复。

通常认为,萌发从种子的吸水开始。吸了水的种子膨胀,使种子破裂,并引发胚中的代谢变化,从而使之重新开始生长。胚乳或子叶中的酶开始消化贮存的养分,消化的产物则运至胚的生长区域中。

不同种子的萌发过程不完全相同,有些植物是子叶出土萌发(epigaeous germination),另一些则是子叶留土萌发(hypgeous germination)。图 17.27 就是这两种类型。

留土萌发的例子如豌豆、玉米,种子萌发时胚根首先突破种皮并向下生长,然后胚芽向上生长,其上部呈钩状,这样茎尖可以受到保护,不被土壤擦伤,下胚轴不伸长。胚芽出土后,照光使钩变直,于是茎尖向上生长,第一片叶展开。这时幼苗已能进行光合作用,子叶中的养分几乎已被用尽。留在土壤中的残余子叶以后就会脱落死亡。

蓖麻种子是出土萌发的例子。种子萌发时下胚轴伸长,所以子叶伸出土壤表面(图 17.27)。

单子叶植物(如玉米)的种子萌发时也是胚根先伸出,然后是胚芽。茎尖附近不形成钩,但是有一层鞘(胚芽鞘)保护着茎尖。下胚轴不伸长,玉米籽粒一直留在土中直到耗尽。

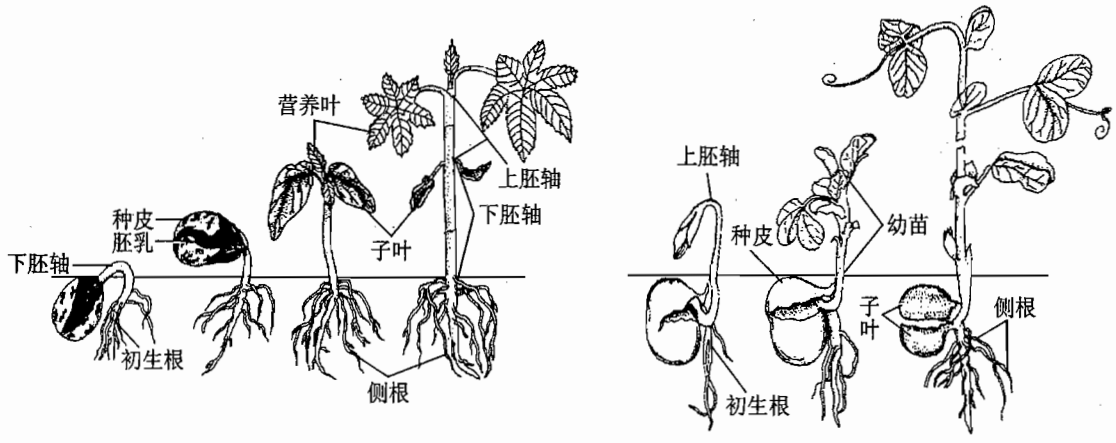
萌发中的种子非常脆弱,在自然条件下,只有很少一部分幼苗能够成活并繁殖。

17.3.4 植物还可以进行营养繁殖

植物的营养繁殖(vegetative propagation)是指植物营养体的某一部分与母体分离(有时不分离)而形成新个体的繁殖方式。例如,许多变态的根或茎,如竹(根状茎)、蒜(鳞茎)、百合(鳞茎)、马铃薯(块茎)等,在其节上可以长出不定根,外界条件适合时,芽就可以长成一个新植株。许多杂草能利用根状茎进行繁殖,当根状茎被切断后,每一小段就会形成一个新的植株。姜也是利用根状茎进行繁殖(图 17.28)。

除地下茎外,其他如草莓(图 17.29)的匍匐枝上,番薯和大丽菊的块根(root tuber)上都能长出不定根和不定芽,形成新的植株。还有的植物叶就有繁殖能力,例如,落地生根的叶的边缘处可以产生不定芽,芽落地后长出不定根,形成新植株(图 17.30)。

营养繁殖在生产中有多种用途。农业上常利用地下茎(如马铃薯)或块根(如番薯)作为播种材料。园艺上利用的营养繁殖方式有许多种:扦插(cutting)、压条(layering)、嫁接(grafting)等。



(a) 蓖麻　　(b) 豌豆

图 17.27 子叶出土的幼苗(a)与子叶留土的幼苗(b)
(仿 Rauen,1986)

图 17.28 姜的根状茎长出不定根和直立茎(引自高信曾,1987)

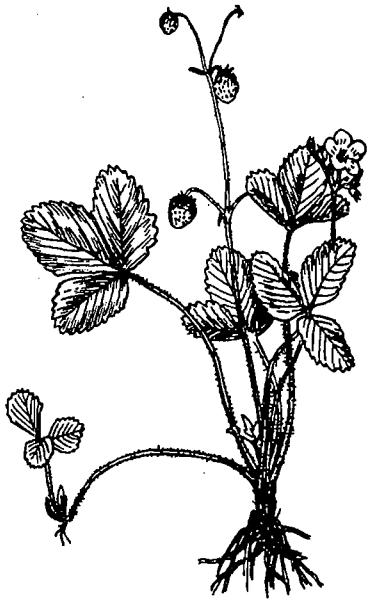


图 17.29 草莓的匍匐茎繁殖出新植株(引自高信曾,1987)

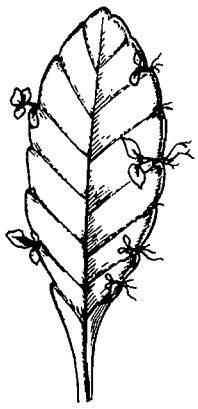


图 17.30 落地生根的营养繁殖(引自高信曾,1987)

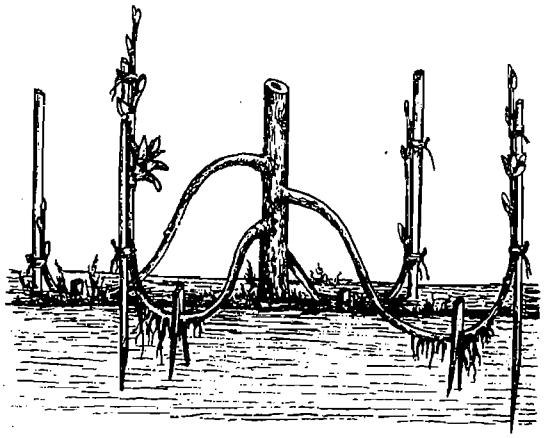


图 17.31 压条繁殖(引自高信曾,1987)

扦插是将枝条剪成小段,插入土中,不定根产生后,芽便可形成新的侧枝,于是新植株就产生了。有的植物很容易长根,扦插的成活率很高。有的植物不易长根,可以用植物激素等进行处理,促进生根。

压条是指将植物的枝条埋入土中,在其上剥去部分树皮,或切一伤口。这时从上方运来的养分以及其他生长物质,都聚积在伤口或剥去皮的部分,可以促进不定根的形成。待不定根长到一定程度后,就可以将枝条切断,进行移植(图 17.31)。

嫁接可以达到繁殖目的,对于不产生种子的果树有重大意义。不仅如此,嫁接可以使一些由种子繁殖不能保存的亲本的优良品质保存下来。此外,嫁接是应用广泛的营养繁殖技术。通常是把一株植物的枝条接到另一株植物的枝干上,使它们彼此愈合,成为一个植株。接上去的枝条称为接穗(scion),被接的植株(保留根系的植株)称为砧木(stock)。嫁接的原理是植物受伤后,具有愈伤的功能。两个伤面紧紧贴在一起,其形成层也非常贴近,由于细胞的增生彼此会愈合,于是接穗与砧木的维管组织便连成一个整体。利用嫁接技术,还可以改良品种。

思考题

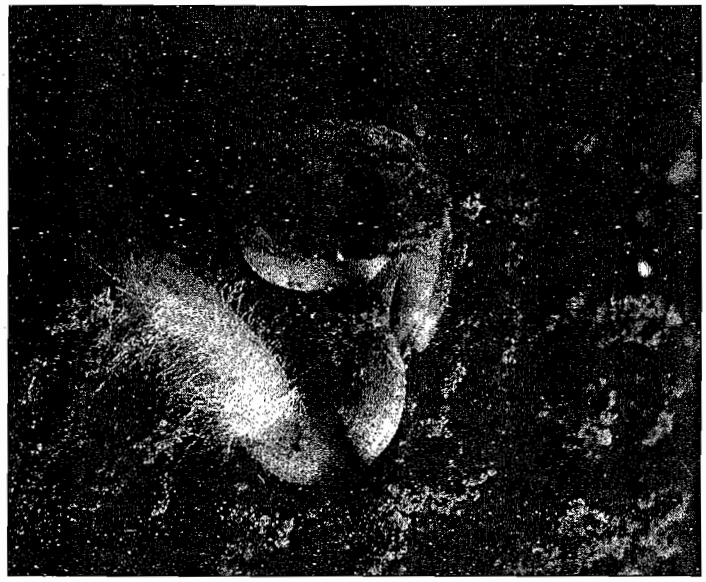
1. 植物有一年生、二年生和多年生的。这 3 种寿命各有什么适应意义?在荒漠、海滩、高山、湖泊和热带雨林

中,这 3 种寿命中的哪一种对植物的存活和生殖较有利?为什么这 3 类植物无论在什么环境中都常常生长在一起?

2. 为什么木质部主要由死的细胞组成而韧皮部则全由活的细胞组成?试就这两个部分的功能进行解释。

18 植物的营养

18.1 植物对养分的吸收和运输
18.2 植物的营养与土壤



萌发的种子

植物也需要各种养分，当然，最重要的养分是光合作用的产物——糖。但植物也和动物一样，所需要的有机物种类很多。不过植物以光合产物为原料，可以合成自身所需要的所有各种有机物。通常所说的植物营养是指矿质营养，即植物对矿质养分的吸收和利用。除矿质以外，植物也需要水分，所以本章的内容也包括植物与水分的关系。

18.1 植物对养分的吸收和运输

18.1.1 植物的空气营养和土壤营养

植物从空气中吸收二氧化碳并在叶绿体中进行光合作用。光合作用所产生的糖类占植物体干重的95%左右，所以构成植物体的主要是有机化合物，即由碳、氢、氧组成的光合作用产物。碳来自于空气中的二氧化碳，氢来自于水，氧也来自于水。在光合作用的讨论(4.4节)中，曾指出17世纪以前，人们认为植物生长所需要的物质完全来自土壤。以后由于光合作用的发现，确立了空气营养的概念，即植物体主要是由光合产物组成的。但是土壤营养同样重要，不仅植物所需的水分是从土壤中吸收的，许多无机盐类也是从土壤中吸收的。

植物的光合作用产物是建造植物体的物质基础。例如，大树的树干就是由糖的衍生物组成的。不仅如此，细胞呼吸的原料也是糖，糖是植物生命活动的能量来源。

植物从土壤中吸收的矿物质也是不可缺少的，例如，植物从土壤中吸收的氮就是蛋白质和核酸的组分，也是许多植物激素和辅酶的重要成分。磷不仅是核酸的组成成分，也是磷脂、ATP等的重要成分。关于矿物质的意义，将在18.2中详述。

由于植物具有空气营养和土壤营养这两方面的功

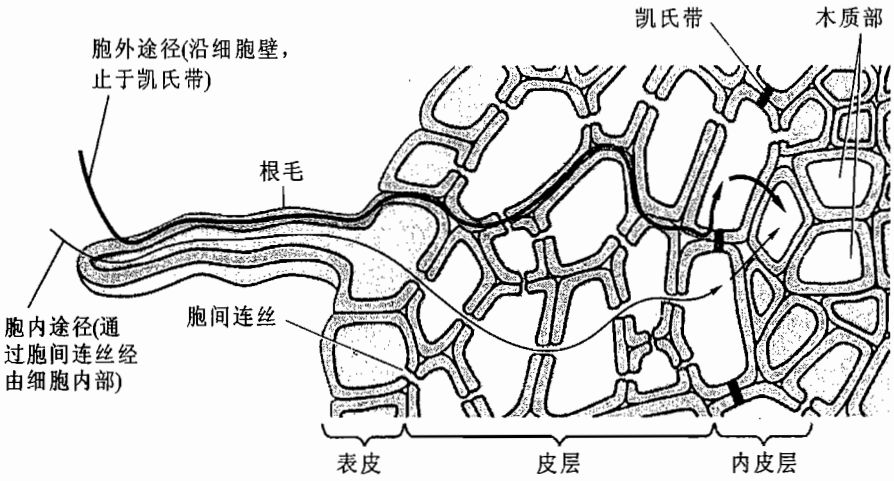


图 18.1 水分和溶质由土壤进入木质部的两条途径

能，所以根和叶之间必须有物质运输的机制。叶中制造的糖必须运往根和其他非绿色部分，而根吸收的水分和无机盐又必须上运至地上部。高达 100 m 的大树并不少见，这种向上的物质运输显然需要很多能量，其来源将在下文讨论。

18.1.2 根细胞控制养分的吸收

根尖上面有千万条根毛，所以根的表面积极大。由于有这么大的表面积，根能够吸收足够多的水分和溶于水中的无机离子，以保证植物的生长和生活。

进入根中的所有物质都是溶于水中的，水分（实际上是稀溶液）进入根中木质部的通路是：表皮→皮层→内皮层→木质部。水分进入木质部的路径有两条，如图 18.1 所示，一条是胞外途径，即不进入细胞，溶液沿着根细胞的多孔细胞壁进去，而不进入表皮细胞或皮层细胞的细胞质，也就是不必通过这两种细胞的质膜。只有遇到内皮层时，这条胞外途径才被打断。因为内皮层细胞上有一圈凯氏带（Casparian strip）。凯氏带是一条含有栓质和木质素的带，箍在细胞周围。水分或溶液不能通过这条带，只能通过质膜进入到内皮层细胞之内（图 18.2）。

水分进入木质部的另一条途径是胞内途径，先通过表皮细胞（一般是根毛）的质膜，进入细胞之内。根中的细胞是由胞间连丝连通着的，所以各个根细胞是连成一体的。这些水分和溶质最后进入内皮层。内皮层细胞则将溶质释放到木质部中。

总之，不论是由胞外途径还是胞内途径，进入根中的水分和溶质，都必须经过活细胞的质膜（表皮细胞的质膜或内皮层细胞的质膜）进入木质部。质膜对水分的透过没有选择性，但对溶质（离子或分子）的透过是有选择性的，所以只有某些溶质能够进入木质部。

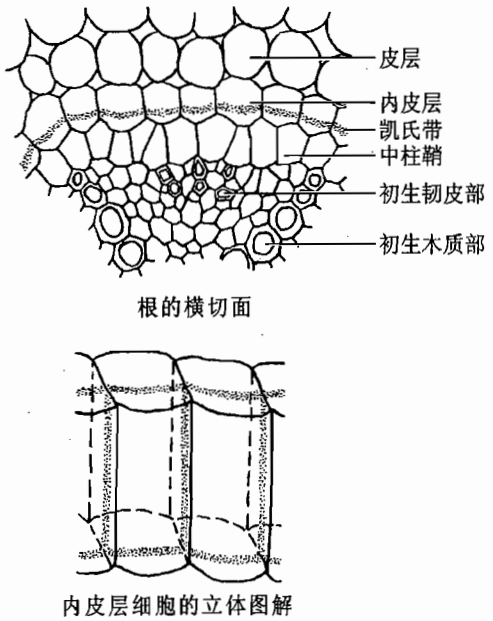


图 18.2 内皮层结构（引自周云龙，1999）

实际上，水分和溶质并不是一成不变地只通过上述两条途径之一进入木质部，它们可能时而经由胞外途径，时而经由胞内途径进入木质部。因此，可能经过许多层质膜和细胞壁。无论如何，溶质至少必须有一次通过质膜，这就是根细胞所以能够控制养分吸收的关键所在。

18.1.3 蒸腾作用使水分和养分在木质部中上运

使水分和溶于其中的离子上运是植物重要的适应特征。这样植物就能够向上生长,使枝叶充分暴露在日光下而又能保证来自土壤中的水分和养分供应。植物是如何使水分和溶于其中的养分从根部运到地上部的叶片中的呢?

前面已经讲过,木质部组织是由两种类型的细胞组成的,一种是管胞,一种是导管分子。成熟时这两种细胞都是死的,只有细胞壁。两者都是非常细的管子,首尾相连,以纹孔或穿孔相通,所以液体可以在这些管子里流动,这种液体就是所谓的木质部汁液(xylem sap)。提到液体在管子里从下往上流,你可能马上就会想到血液在血管中流动。人体内血液能够向上流至头部,是因为心脏的泵动,植物体内有没有类似的机制把木质部汁液从根部泵上去呢?

植物学家确实发现根部有一种微薄的力,能将汁液推上去。根细胞会主动将无机离子泵入木质部,而内皮层会使离子在木质部中积累。当离子积累到一定程度时,水就会通过渗透作用进入木质部,从而推动木质部汁液向上移动,这种力量称为根压(root pressure),能将木质部汁液推到一二米的高度。但这种推力不足以解释所有树木中汁液的上运。特别高大的树木,例如红杉和巨杉,当然不能靠根压将汁液运到顶部。

原来木质部汁液不是被推上去的,而是被拉上去的,这种拉力就是蒸腾作用(transpiration),即植物的叶或其他暴露在空中的部分丢失水分的过程。

蒸腾作用怎样将水分从根部拉上去呢?让我们从气孔开始研究。只要气孔是张开着的,水分就会从叶子里面向外扩散,就好像一条晾在空气中的湿毛巾中的水会向空气中扩散一样。蒸腾作用之所以能将树中的木质部汁液拉上去是因为水的两种特殊作用:内聚作用(cohesion)和黏附作用(adhesion)。内聚作用是指同一种分子彼此粘连在一起。就水分子而言,是氢键使水分子粘连在一起。相互粘连的水分子在整个木质部系统中连成一长串,从叶一直到根,好像长长的一串珠子。黏附作用是指不同种类的分子粘连在一起。木质部中水分子与细胞壁中的纤维素分子通过氢键而黏附在一起。

对于这一条长长的黏附在木质部导管和管胞壁上的水柱,蒸腾作用如何起作用呢?水分子要离开叶片,它必须首先从水柱顶端分离出去。事实上,它是由叶内潮湿的细胞间隙与外界比较干燥的空气之间较陡的扩散梯度拉出去的。内聚力虽对这种拉力有反作用,但并非强到足以克服它,所以水分子会扩散出去,而内聚力和蒸腾作用的拉动作用却对余下的一长串水分子产生了张力。只要蒸腾作用继续进行,这一长串水分子就处在张力之下;当第一个水分子扩散出去之后,第二个就取代其位置,于是水柱不断地被拉上去。水分子与管壁的黏附力则帮助木质部汁液向上移动并对向下的重力起反作用。在不发生蒸腾作用时,黏附力还起到维持水柱不下滑的作用。

这种对汁液上升的解释称为蒸腾作用-内聚力-张力机制。这种机制可概括如下:蒸腾作用拉动一长串水分子,内聚力使这串水分子连在一起,而黏附力则有助于其向上的移动。植物并不需要消耗自身的能量使汁液上运,使之上运的是外力,即内聚力和黏附力,尤其重要的是日光能,这些力量使水分和溶于其中的溶质从根部运到上部。

蒸腾作用对植物既有利,也不利。它是木质部汁液上升的原动力,但它也使植物丢失大量的水分。通常在晴朗、温暖、干燥、有风的日子里,蒸腾作用最为旺盛,因为这些气候条件都是加速水分蒸发的。例如,一株高约 20 m 的枫树,在夏季晴朗的白天,每小时约丢失 200 L 水。只要土壤中有足够多的水分,这样强的蒸腾作用对植物不会造成什么问题。但是假若土壤中水分供不应求,蒸腾掉的水分超过了土壤所能补充的水分。叶片就会萎蔫,如不能及时得到水,植物最终就会死亡。

植物对水分的平衡有一种控制机制,那就是气孔的运动。气孔的张开和闭合控制水分的丢失以适应环境的变化。如图 18.3 所示,气孔由一对保卫细胞(guard cell)组成。保卫细胞改变其形状以控制气孔的开关。通常气孔在白天张开,夜晚关闭。白天,气孔张开,CO_2 由大气中进入叶内,光合作用可以进行。夜间无光,不能进行光合作用,所以气孔关闭以节省水分。

气孔为什么会改变其形状从而引起气孔的开或关呢?图 18.3 大略说明了其原理。当保卫细胞从周围的细胞中得到了钾离子(K^+)时,水就会由于渗透作用而进入其液泡内,于是细胞呈膨胀状态。如图所示,保

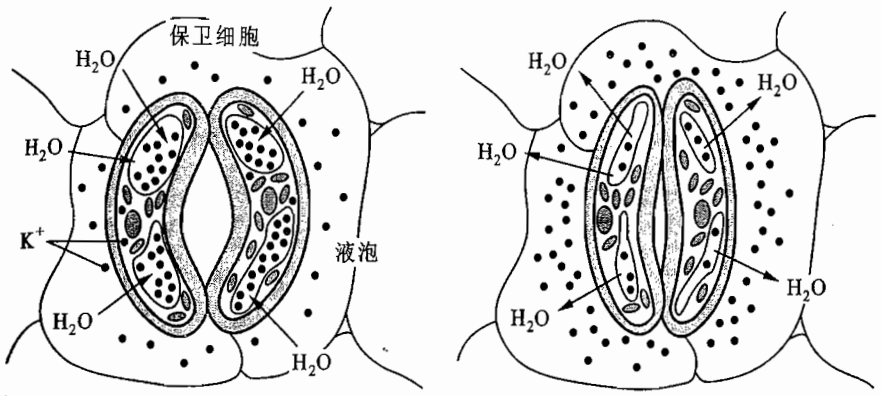


图 18.3 保卫细胞控制气孔张开和关闭的原理示意

卫细胞的壁厚度是不均匀的，细胞吸水后，较薄的壁膨胀较多，于是细胞弓起来，使气孔张开。反之，保卫细胞丢失 K^+，水分也丢失，细胞失去膨胀状态，气孔关闭。

影响气孔开关的因素有光、CO_2 和生物钟。光促进保卫细胞吸收 K^+ 和水，因而使气孔在早晨张开。叶中 CO_2 水平较低也使气孔张开。第三个因素是保卫细胞中的生物钟，这是植物体内的一种计时机制（参见 19.2.2）。当植物在白天丢失水分过多时，保卫细胞也会将气孔关闭。这种响应可以减少水分丢失，但同时也削弱了 CO_2 的同化。这就是干旱使作物减产的原因之一。总而言之，调节气孔开闭的机制使植物在节约水分和制造糖分之间求得平衡；也可以说，植物总是在“饿”和“渴”之间寻求平衡。

18.1.4 糖分在韧皮部中运输

植物有木质部和韧皮部两个输导系统。韧皮部的主要功能是运输有机养分分子，即光合作用所合成的糖类。韧皮部中运输有机养分的细胞称为筛分子，它们首尾相连，但中间有一层筛板。韧皮部汁液（phloem sap），主要是糖溶液，通过筛板上的小孔而在韧皮部细胞中自由流动。活的韧皮部细胞之间是相连通的，其细胞质连成一体。韧皮部汁液中通常主要是蔗糖，但也可能有无机离子、氨基酸和植物激素。

韧皮部汁液可以沿着各种方向流动，与木质部汁液不同。木质部汁液只能自下而上，即从根到地上部流动。凡是产生可溶性糖的部位，无论是由光合作用产生还是由淀粉的水解产生，都称为糖源（sugar source）。韧皮部将糖从源（比如绿叶或绿色的茎）运至植物的其他部分。这种接受糖的部位是贮存或消耗的部位，称为糖壑（sugar sink）。根尖、茎尖、果实都是糖壑，非绿色组织、树干中的活细胞等也是糖壑。贮藏组织如甜菜的肉质直根、马铃薯的块茎、洋葱的鳞茎等在夏季贮存糖的时期，是糖壑。早春，植株又开始生长时，便要消耗贮藏的食物，这些器官便成为糖源，韧皮部将其中的糖运至正在生长的器官中。因此，韧皮组织中每一条运输食物的管道都有一个源端和一个壑端，但二者会因季节或植物的发育时期而变换。

是什么原因使得韧皮部汁液从源流到壑呢？这种流动的速率可高达 1 m/h，远远高于扩散的速率。假设仅仅通过扩散，韧皮部汁液需要 8 年的时间才能移动 1 m！目前广泛接受的是所谓压流（pressure-flow）或集流（mass-flow）模型。图 18.4 是这个模型的示意图。图中上方是源，如甜菜的地上部；下方是壑，如甜菜的根。

根据压流模型，在糖源（叶）中，糖被主动转运到韧皮部中①，于是筛管中糖的浓度增高。糖浓度增高的结果，水分也因渗透作用而进入筛管内②，于是此处的水压也增高。在另一端，即糖壑端，糖和水都从筛管中外运。糖被运走③，水也因渗透作用而流出④，于是壑端的糖浓度降低，水压也降低。源端水压的增高和壑端水压的降低使得水从源流向壑。糖是溶于水的，筛板又允许溶质自由流动，所以糖就随着水由源流向壑，其流动速率和水的一样。如图 18.4 所示，水又经由木质部从壑回到源中。

这个模型之所以称为压流模型，是因为它假定物质流动的动力是水压；所以称为集流模型是因为它假设糖分子是随着集体而流动的。这个模型解释了韧皮

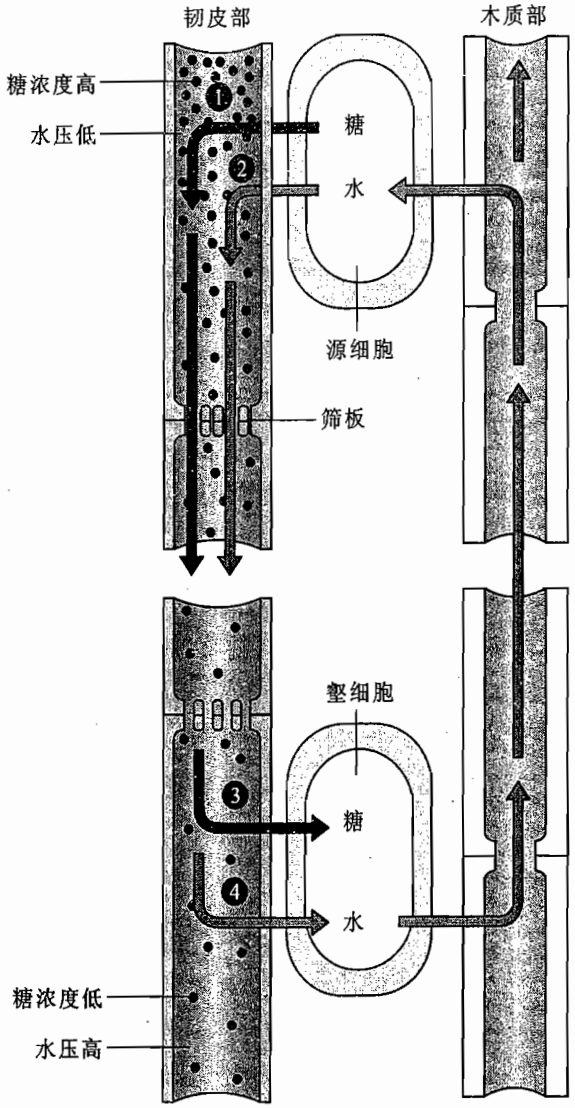


图 18.4 韧皮部中从糖源到糖库的压流模型
上部代表叶，下部代表根（改绘自 Campbell 等，2000）

部汁液总是从源流向库，而与其位置和流动的方向无关。但是这种机制一直不易用实验来检验，因为大多数实验步骤都不可避免地会破坏韧皮部的结构和功能。后来植物生理学家终于找到了一种韧皮部汁液的天然探针：蚜虫的口针（stylet）。蚜虫是以树枝的韧皮部汁液为食的，它将口针插入韧皮部，吸吮其中的汁液。韧皮部中的压力会使其汁液流入蚜虫腹中，使其体积膨大好几倍。在蚜虫吸吮汁液时可将其麻醉并切断其与口针的连接。这样口针就成为一个小小的水龙头，韧皮部汁液可以源源不断地滴出，达数小时之久。利用这种办法进行的研究结果支持压流模型：口针距糖源越近，汁液流出得越快，其中糖的浓度也越高。这正是根据压流模型所预期的结果。

18.2 植物的营养与土壤

18.2.1 植物需要17种必需元素

植物和动物不同，动物需要有机物作为食物，而植物只要无机物就可以正常生活和生长。植物能够利用空气中的 CO_2 和土壤中的无机离子合成所有各种各样它所需要的有机物，这些有机物不仅满足植物本身的需要，而且也满足人类和其他动物的需要。

植物的必需元素（essential element）是指那些完成植物的生活周期——从种子萌发开始到产生下一代种子为止所必需的元素。确定植物必需元素的方法是所谓水培法（hydroponics），即将植物的根部浸泡在溶液中并通入空气进行培养的方法。溶液中有各种无机盐，通气是为了保证根部的细胞呼吸。当溶液中含有所有的必需元素时，植物生长正常，发育也正常，能够开花结果，完成其生活周期。缺少了任何一种必需元素，植物的生长发育就不正常。在缺乏必需元素时，植物长得矮小，叶片褪色，严重时死亡。

利用这种方法，已经确定所有的植物都需要17种必需的元素。还有少数其他元素是某些类植物所必需的。大多数研究是用作物和长在室内的植物进行的，对于野生植物的营养需求还研究得很少。

这17种必需元素中，有9种称为大量元素（macroelement），因为植物对它们的需要量较大。这9种大量元素中有6种是有机化合物的主要成分，它们是碳、氧、氢、氮、磷和硫。含有这6种元素的物质几乎占植物干重的98%。另外3种大量元素是钙、钾和镁。

这3种大量元素各有多种功能。钙在细胞壁的形成中十分重要，它与某些酸性分子结合使细胞黏合在一起。钙也是维持细胞中膜结构的成分，而且有助于调节其选择透性。钾是几种酶的辅因子，是植物体渗透调节的主要溶质，也是调节气孔开关的重要离子。镁是叶绿素的成分，因此是光合作用所必需的，镁也是好几种酶的辅因子。

植物需要量极小的元素称为微量元素（microelement）。已知的8种微量元素是铁、氯、铜、锰、锌、钼、硼和镍。这些元素在植物体内的功能主要是辅酶或辅因子的成分。例如，铁就是细胞色素类的金属成分，而细胞色素在叶绿体和线粒体内的电子传递链中都是重要成员。微量元素的功能主要是在催化作用方面，例

以可以反复利用，因此需要量极小。例如，植物干物质中每有 1 600 万个氢原子才有一个钼原子。然而缺乏钼或任何其他微量元素都会使植物死亡。

土壤中植物养分的多寡决定着长在其中的植物的成分，因而也影响人们的营养。例如，长在贫瘠（缺氮）土壤中的玉米，合成的蛋白质自然较少。这种玉米虽然也能结实，但营养价值不高。

植物缺乏养分时常有容易观察到的症状。常见的是氮、磷、钾的缺乏，尤其是氮的缺乏。土壤中常常有有机态的氮，但是植物一般并不能利用。植物能够利用的是可溶性的硝酸离子（NO_3^-）和铵离子（NH_4^+）。缺乏这两种离子的供应就是土壤缺氮。植物缺氮的症状是植株矮小，叶片发黄。通常是老叶先出现缺氮的症状。

磷的缺乏也是常见的。土壤中一般并不缺磷，但其存在形式是植物所不能利用的，植物能够利用的是可溶于水的 $H_2PO_4^-$ 或 HPO_4^{2-}。缺磷的植株叶子可能是绿的，但生长显著变慢，新生的枝叶往往卷曲脆弱，有时叶的背面呈紫红色。

植物能吸收的是土壤中的钾离子，但土壤中钾并非都以 K^+ 的形式存在。缺钾的症状常常先出现在老叶上，叶变黄并有褐色的坏死斑点，这些斑点或是出现在叶尖或叶缘上，或是分散在叶片上。缺钾时茎和根的生长也受阻。

一旦发现植物营养缺乏，就应施肥。可以施用化学肥料，如硝酸盐、磷酸盐等；也可以施用有机肥料，有机肥在土壤中被微生物分解成植物可利用的无机化合物。

18.2.2 土壤对植物的生活十分重要

土壤的特性决定着植物在其中的生长状况。肥沃的土壤不仅给植物适当的水分和溶于其中的养分，而且提供条件使植物能够吸收所需的物质。土壤的最上层称为表层，不同土壤的表层厚度不同，肥沃的土壤表层较厚，可达 20 cm 左右。肥沃的表土中有大小不等的岩石颗粒，包括沙和黏土。这些颗粒表面积极大，有利于保持水分和养分，又有利于通气，使氧能扩散到根部。表土中还有正在分解的有机物质，称为腐殖质（humus），还有许多活的生物。腐殖质是植物养分的重要来源，也能保持水分，又能使表土通气良好，利于植物根的活动。肥沃的表土中通常有大量的细菌、原生动物、真菌和小的动物如蚯蚓、线虫和昆虫。这些生物也有利于土壤的疏松和通气，并使土壤中的有机物增多。几乎所有的植物都要靠细菌和真菌将土壤中的有机物分解成根能吸收的无机物。根一般分布在土壤表层中，但也会伸展到表层以下。表层以下生物较少，其中有从表土流失的水分和溶于其中的养分。

植物的根毛、土壤水分和土壤颗粒之间关系密切（图 18.5）。土壤颗粒之间的水分与根毛直接接触。土壤水分实际上是稀溶液，其中有溶解的氧（O_2）和各种无机离子。氧是从土壤空隙中扩散来的。根吸收的是环绕它的一层水膜中的氧、离子和水。

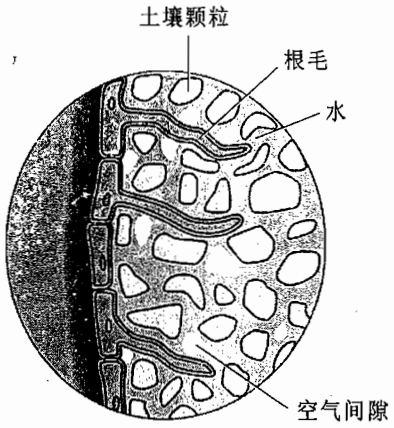


图 18.5 土壤中的根毛

根毛获得土壤颗粒上的某些带正电荷的阳离子的机制是阳离子交换（cation exchange）。无机阳离子如钙（Ca^{2+}）、镁（Mg^{2+}）、钾（K^+）等黏附在带负电荷的黏土颗粒上。这种黏附作用使得这些阳离子不会被大雨或灌溉时的大量水分淋洗掉。在阳离子交换（图 18.6）过程中，根毛将氢离子（H^+）释放到土壤溶液中，H^+ 再取代黏土颗粒上的阳离子，根毛则吸收这些游离的离子。

阴离子（例如 NO_3^-）与阳离子不同，它们不能黏附在黏土颗粒上。所以阴离子易被植物吸收，但同时也易被淋失。这就是土壤中常常缺氮的原因。

要使贫瘠的土壤变得肥沃，可能需要上百年或更长。土壤肥力的丧失是当前全世界最迫切的一个环境问题，这是因为侵蚀和化学污染在世界范围内都在威胁着土壤。人口剧增、荒地不断被开垦，要保持可持续的发展，必须采用正确的农业措施以保持土壤肥力。有三个方面是应该注意的：正确灌溉，正确施肥和防止土壤被侵蚀。

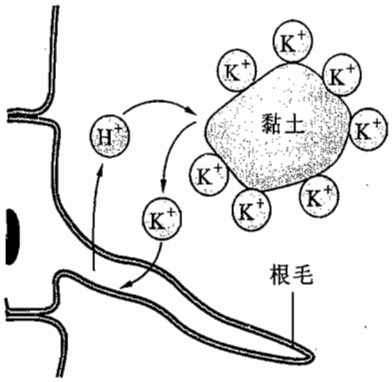


图 18.6 阳离子交换

灌溉是必要的,干旱地区没有灌溉可能颗粒无收,所以说"有收无收在于水"。但灌溉不当也会引起土壤的盐碱化。大水漫灌会使溶于水中的盐随着地面上水分的蒸发而进入土壤表层,使土壤盐化,不利于作物的生长。现代的灌溉方法有喷灌和滴灌法。喷灌是使水喷洒在作物表面,避免田间积水。滴灌是用多孔的管道将水滴到靠近作物根部的土壤中,这样可以节水,使大部分水为植物所吸收,减少水分的蒸发和渗漏。

土壤的侵蚀是指表层土壤被水冲刷或被风刮走。耕作利于土壤通气,使杂草和秸秆埋入土内,这些东西腐烂后其中的养分又回归土壤。但是耕作也使土壤易受风和雨的侵蚀。因此有人提倡免耕法,也就是不必每年耕翻土地,而依靠除草剂来除去杂草。但除草剂的使用又会造成土壤的化学污染。还有其他防止土壤被侵蚀的办法,例如,在田边种树,在坡地营造梯田等,都有利于保水和阻止土壤流失。

肥料的施用至少已有数千年的历史。今天,普遍使用的是化学肥料,即开采的或人工制造的含有氮、磷、钾的化合物。氮、磷、钾是肥料三要素,是作物最常缺乏的必要元素。化肥的确曾使作物产量大增,今天施用化肥仍是使作物高产的重要措施。但是无机肥料的过量使用也有害处。未被植物吸收的无机肥料并不能保存在土壤中,而是进入地下水中,或者河流湖泊中,这些都会污染水体。

厩肥、堆肥等有机肥料是来源于生物的。这些有机物一定要在被细菌或真菌分解为无机养分之后,才能被植物吸收利用。因为有机肥料是逐渐释放养分的,所以不易造成环境的污染。我国农民有长期使用有机肥(厩肥、人粪尿、绿肥或堆肥即混合肥料)的习惯,积累了丰富的经验。近年来有机肥的使用在世界范围内也日益受到重视。因为有机肥的使用可以减少公害,如上所述;还有利于保持和增加土壤肥力,使土壤中的腐殖质增加。有机肥的使用是可持续发展农业的有力措施之一。

18.2.3 真菌和细菌对植物的营养有特殊作用

植物的根上有无数根毛,所以表面积很大,有利于土壤中养分的吸收。许多植物的根还因与真菌共生而获得了更大的表面积,这种共生体的双方是互惠的,植物供应真菌以光合产物,真菌帮助植物吸收更多的水分和养分。这种共生体称为菌根(mycorrhiza)。菌根中的真菌菌丝常常紧紧地缠绕在根上,好像给根加上了一个网套。

菌根的形成是对植物非常有利的一种适应,尤其对于生长在贫瘠土壤中的植物更为有利。事实上只要遇到合适的菌种,几乎所有的植物都能形成菌根。菌丝能吸收大量的水分和养分,特别是磷酸盐。真菌吸收的水分和养分有一部分会被运送到植物体内。真菌还可能分泌一些酸,这有助于增加土壤中某些矿物质的溶解,使之更易被植物利用。真菌还可能保护植物使免受土壤中某些常见的病原微生物的侵害。

菌根的研究可能有实际的意义。例如,已知长有菌根的柑橘类树木需要的肥料较少。这就启示我们,可能向其他作物接种适当的真菌而减少施肥量。

菌根的广泛存在说明自然界的生物之间存在着种多样的关系。虽然植物能够制造自己所需的食物,它们并非毫不依赖其他生物。化石记录表明,植物出现,就有菌根。也许菌根的存在影响了植物进化整个过程,因为它扩大了植物可能生存的陆地生境。

植物的生活不仅有赖于真菌的存在,许多情况还与细菌有着密切的关系。前面讲过,植物常常会氮。虽然空气中 80% 是氮气,但是植物不能利用这气态氮。所以几乎所有的植物依赖土壤中的氮素。物所能吸收的是土壤中的硝酸离子(NO_3^-)或铵离(NH_4^+)。这两种离子都来源于有机物或空气中的气。使有机物或氮气变成硝酸离子或铵离子的是菌。土壤中的一些称为固氮菌(nitrogen-fixing bacteria的细菌能将大气中的 N_2 转化为铵(NH_4^+),这个过程称为固氮作用(nitrogen fixation),对植物是至关重要的。土壤中的另一类细菌称为氨化细菌(ammonifying ba

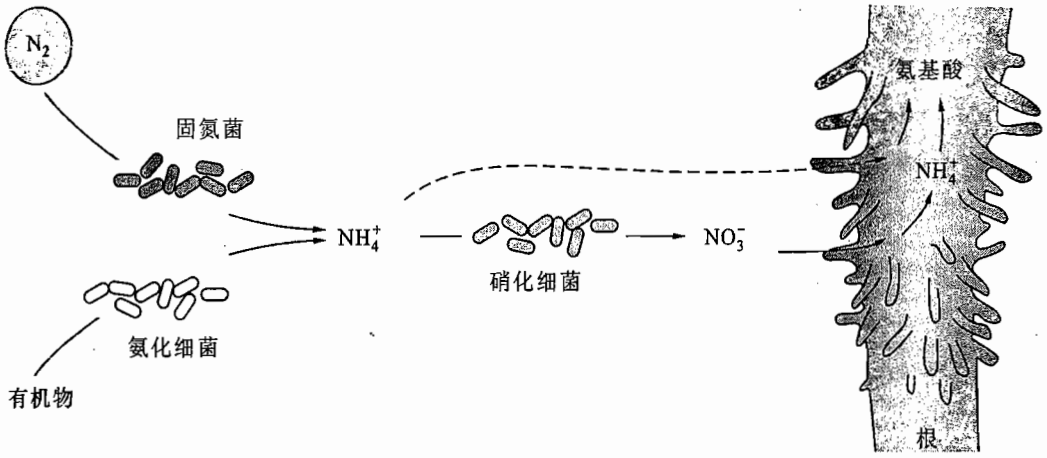


图 18.7 土壤细菌在给植物供应氮方面的作用

teria),能够使土壤中的有机物分解产物最终转变为 NH_4^+。图 18.7 所示为这两类细菌的作用。

豆科植物,例如大豆、花生、豌豆等的种子中蛋白质很多。这些植物的特点就是根上有根瘤(root nodule)(图 18.8),根瘤细胞中有属于固氮菌属(*Rhizobium*)的固氮细菌,有些非豆科植物根瘤中的固氮菌是放线菌(actinomycete),一类介于细菌和真菌之间的微生物。

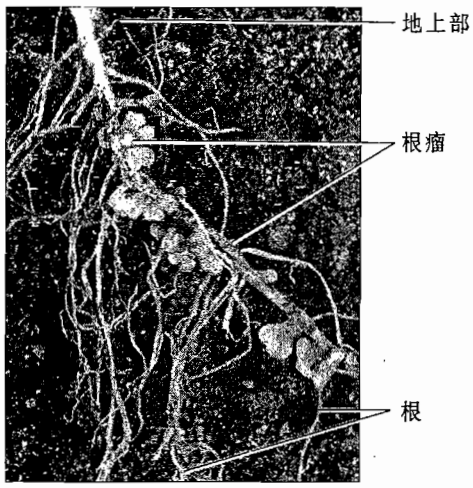


图 18.8 大豆的根瘤(引自 Campbell 等,2000)

植物和固氮菌之间的关系也是互惠。植物向固氮菌供应糖类和其他有机物,固氮菌则将 N_2 转变为 NH_4^+。在适宜条件下,根瘤菌所固定的氮不仅可以供应本身和寄主植物的需要,还能将多余的 NH_4^+ 分泌到土壤中,增加土壤肥力。我国古代的农学家贾思勰就说过"种豆可以肥田"。一个生长季种植粮食作物如小麦,另一个生长季种植豆科作物如大豆称为轮作。轮作可以增产,道理就在于生物固氮作用,轮作中所用的豆类作物可以是大豆或苜蓿(三叶草)。收获后豆类作物的根留在土壤中可以增加肥力。有时根本不收获豆类作物,而是将它全部翻入土中,这就是绿肥。

18.2.4 植物也可能是异养的

绝大多数植物都能进行光合作用,是自养的(autotrophic),但也有少数植物是异养的(heterotrophic)。异养植物有 2 类:寄生植物(parasite)和食虫植物(insectivore)。

寄生植物例如菟丝子(*Cuscuta chinensis*)和槲寄生(*Viscum colorantum*)。菟丝子没有叶绿素,不能进行光合作用。它有特殊的根,深入到寄主植物的维管束中,吸收其中的有机物质。槲寄生属约有千种,在落叶乔木存在的地方就有一种或几种槲寄生存在。槲寄生有叶子,能进行光合作用,但是它要从寄主植物的维管组织中吸取养分,补充其营养。菟丝子或槲寄生都会因为遮光太甚或吸取光合产物过多使寄主植物死亡。

食虫植物是从动物(昆虫)获取养分的植物,它们获取的主要是含氮化合物,这些植物通常生长在酸性很强的沼泽地中。酸性土壤中有机质分解很慢,所以氮素缺乏。像茅膏菜(*Drosera*)和猪笼草(*Nepenthes*)这样的植物,虽然能进行光合作用,但不能合成足够多的含氮化合物,它们以昆虫为氮源维持生活。

食虫植物的结构和它们的食虫功能有着特殊的关系。例如,茅膏菜的变态叶呈盘状,上面有许多顶端膨大的腺毛。腺毛顶端释放黏稠的含糖分泌物,吸引并

捕捉昆虫。昆虫的来临引发腺毛弯曲，于是叶片包裹昆虫。然后腺毛分泌酶消化昆虫，植物就吸收昆虫被消化时所产生的养分(图 18.9)。

猪笼草的变态叶结构更为精巧(图 18.10)。叶呈瓶状，上面有盖，平时张开。一旦昆虫进入瓶内寻找蜜腺，触发瓶盖运动，瓶就被盖住。瓶内随即分泌消化酶消化昆虫，植物则吸收养分。

图 18.9 茅膏菜的变态叶

图 18.10 猪笼草的变态叶

利用昆虫作为氮源是食虫植物的一种适应。它使得食虫植物能在其他植物不能生长的地方存活。不过，食虫植物的种类极少。

18.2.5 植物营养与农业有密切关系

农业的目的是生产大量好的农产品，农产品中最重要的当然是粮食。与粮食的品质有关的因素中蛋白质含量极为重要。可惜的是，许多种作物的产物中，蛋白质含量不高，或是其中缺乏一种或几种人体所必需的氨基酸。蛋白质缺乏是最常见的营养不良的形式。所以农业研究的主要目的之一，就是提高作物中蛋白质的含量并改进其品质。

近年来在这方面的突出成绩是获得了蛋白质含量高的作物品种。但是，这些品种对氮肥的施用量要求很高，氮肥昂贵，又会污染环境，也带来很大问题。

最为引人入胜的研究是设法提高根瘤中根瘤菌的固氮能力。一般情况下是当根瘤中含氮化合物达到一定水平时，它就会对固氮基因的表达起抑制作用，于是固氮酶的含量下降，固氮作用也就停止了。现在科学家已经分离出固氮菌的某些突变型，在含氮化合物很多的情况下仍能固氮。可能有一天能利用这种突变型去增加豆类作物的蛋白质含量。

另外一条可能的途径是用基因工程的技术改进作物品质。关于基因工程，将在有关遗传的部分介绍。已经有不少基因工程的植物。例如，已有基因工程的棉花和烟草能够抵抗病毒的侵害，基因工程的马铃薯能抵抗甲虫，基因工程的番茄不易腐烂，等等。将来基因工程可能产生一些能够合成药物、工业用油或其他化学药品的植物。

基因工程的主要目的是创造出新的植物，能够产生营养价值更高的食物，例如，含有全套人所必需的氨基酸的玉米、小麦或其他作物。另外一个目的是创造固氮效率更高的豆科植物，甚至将固氮基因直接转移到非豆科植物中去。

基因工程对农业的发展有巨大潜力。但是也有许多潜在的问题。例如，具有抗病基因的植物会不会过度繁衍而使许多天然的物种消失，这种有抗性的植物也可能与近缘种杂交，产生无法控制的杂草。另一个问题是基因工程所产生的食物中的蛋白质会不会对人有毒，或者使某些人过敏。究竟是积极推动基因工程所带来的农业革命，还是暂时采取稳妥的政策，等待潜在的公害问题有更多可供参考的资料之后再作决断，正是全世界所面临的难题。

思考题

1. 将植物移栽时最好带土，即保留根周围原有的土壤。解释其原因(考虑菌根和根毛)。
2. 某人找到使植物的气孔整天张开的办法，也找到了使气孔整天关闭的办法。他用这两种办法处理后，植物都死了。试加解释。
3. 某人栽培一种耐贫瘠土壤的植物。他播了许多粒种子，得到许多株植物，结果发现了一株特别矮小的植株。

进行了许多实验后,发现这株植物的叶中发生了突变,有一种蔗糖合成所需要的酶功能不正常了。试根据压流学说解释植株的生长何以受阻。

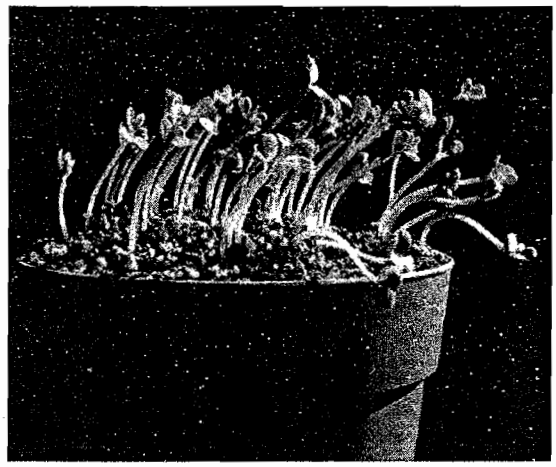
4. 长在贫瘠土壤中的捕蝇草,因缺乏硫酸盐而不能合成甲硫氨酸和半胱氨酸。它会因缺乏蛋白质而死亡吗?试加解释。

5. 在湿度低和温度高时蒸腾作用最快,但似乎与光也有关系。下表是从早到晚 12 h 内的测定结果。因为有云,所以光强度变化不定。蒸腾速率的单位是 $g \cdot h^{-1} \cdot m^{-2}$ 叶面积。这些数据是否支持下列假设:光强度越高,蒸腾作用越快?如果答案是肯定的,光的作用是否与温度和湿度无关?解释你的答案。(提示:先看每一行的数据,再比较行中和行间的数据。)

时刻	温度/℃	湿度/%	光强度占全日照的百分比/%	蒸腾速率 /($g \cdot h^{-1} \cdot m^{-2}$)
8	14	88	22	57
9	14	82	27	72
10	21	86	58	83
11	26	78	35	125
12	27	78	88	161
13	33	65	75	199
14	31	61	50	186
15	30	70	24	107
16	29	69	50	137
17	22	75	45	87
18	18	80	24	78
19	13	91	8	45

19 植物的调控系统

19.1 植物激素
19.2 植物的生长响应和生物节律
19.3 植物对食植动物和病菌的防御



植物的向光性

和动物一样，植物对自身的生命活动也有一整套调控系统。不过植物没有神经系统，也没有体液调节系统，所以和动物的调控系统迥然不同。目前对于植物的调控系统了解比较清楚的只是其中的激素调控，其他方面如对各种外界刺激的响应、生物钟等也有所了解。近年来这方面的分子生物学研究已经开始。植物对病原体的抗性也是近年来的研究热点之一，已有一些值得注意的成果。

19.1 植物激素

19.1.1 向光性的研究导致植物激素的发现

放在窗台上的一盆花，叶子总是向着阳光生长。如果将花盆转一个方向，几天后叶子就会转向，直到完全朝向阳光为止。植物的枝叶向着光的生长称为向光性(phototropism)。向光性是植物的一种适应特征，它使得植物能够获得最大量的光，有效地进行光合作用。

图 19.1 是一株向光生长的禾本科植物的胚芽鞘。用显微镜观察向光侧和背光侧的细胞表明：两者的大小不同，背光侧的细胞较大，也就是伸长得较快，向光侧的细胞较小，伸长得较慢。实验证明，如果两侧照光均匀，就不会有任何弯曲，也就是说，所有的细胞都伸长得一样快。光为什么会影响细胞的生长呢？

最早研究这一现象的科学家达尔文父子(Charles Darwin 和 Francis Dârwin)于 1880 年发现只有当禾本科植物胚芽鞘的尖端受到光照后才会发生向光弯曲。切去尖端，或用不透光的材料将尖端罩住，都不会发生向光弯曲，而用透明的材料罩住尖端则能发生向光弯曲。可是用不透光的材料将基部罩住，照样发生向光弯曲。可见尖端是感光的部位。他们还注意到，发生弯曲的部位不在尖端而在尖端下面，因此推测一定是有某种化学信号从尖端传递到了下部的生长区之内。

1913 年荷兰的植物学家 Deter Boysen-Jensen 进一步研究了达尔文父子所提出的化学信号假说。他在

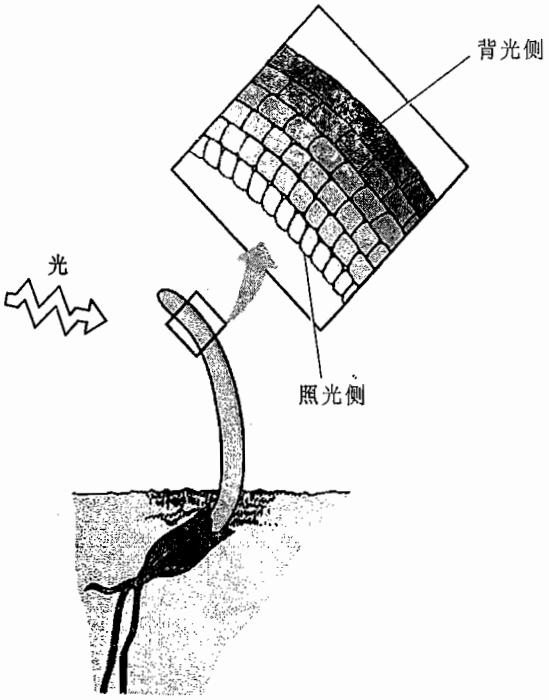


图 19.1 禾本科植物的向光性(引自 Campbell,2000)

尖端与其下部之间插入了一小片明胶,使两者的细胞不能接触,但化学物质可以扩散过去,结果发生正常的向光弯曲。但若用云母片代替明胶片,则不能发生向光弯曲。这些实验支持了化学信号的假说。化学信号是什么呢?

1926 年,另一位荷兰植物学家温特(Frits Went)对 Boysen-Jensen 的实验作了改进,证实了这种化学信号物质的存在。温特的实验如图 19.2 所示。他先将照过光的胚芽鞘尖端切下,放在琼脂块上。琼脂是一种胶状物质,温特推想胚芽鞘尖端中的信号物质会扩散到琼脂块中去,因而这种琼脂块就可以替代胚芽鞘尖端,引起茎的向光弯曲,于是他将幼苗分成 4 组,将胚芽鞘尖端全部切去并放在暗中。第一组是对照,第二组在切去顶端的胚芽鞘上端放一块如上处理的琼脂块,第三组和第四组也放琼脂块,但一组是放在左侧,另一组是放在右侧。结果对照组的幼苗不生长,第二组的生长很快。说明琼脂块中的物质促进幼苗的生长,第三组和第四组的幼苗都生长,但都是背着放琼脂块的一侧弯曲生长,就好像向光生长一样。另一批用未经处理的琼脂块作的对照,无论琼脂块怎样放,都不生长。温特由此得出结论,胚芽鞘之所以向光弯曲,是因为背光的一侧中一种化学信号物质的浓度较高,长得较快。他称这种物质为生长素(auxin)。

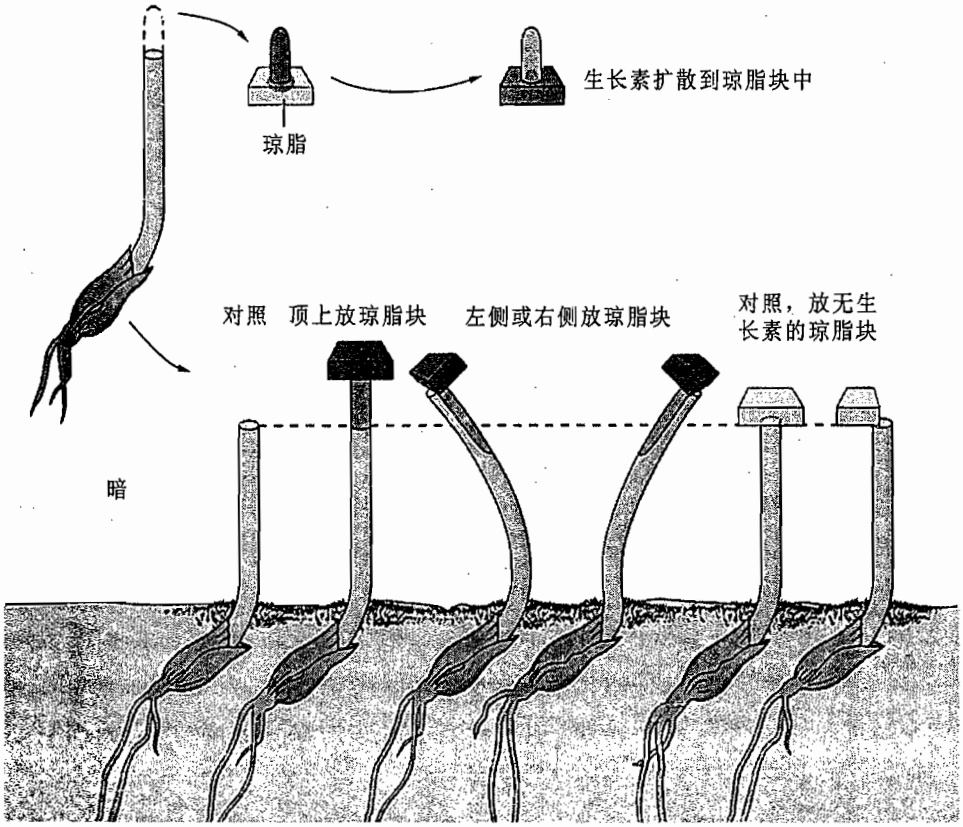


图 19.2 温特的实验
(引自 Campbell 等,2000)

表 19-1 植物激素

名称	主要功能	存在部位
生长素	促进茎的伸长;影响根的生长、分化和分支以及果实的发育,顶端优势,向光性和向重力性	顶芽和根尖的分生组织,幼叶,胚
细胞分裂素	影响根的生长和分化,促进细胞分裂和生长,促进萌发,延缓衰老	在根、胚或果实中合成,由根向其他器官运输
赤霉素	促进种子萌发、芽的发育、茎的伸长和叶的生长,促进开花和果实发育,影响根的生长和分化	顶芽的分生组织,幼叶,胚
脱落酸	抑制生长,使气孔在失水时关闭,维持休眠	叶、茎、根和未成熟果实
乙烯	促进果实成熟,抵消生长素的某些作用,促进或抑制根、叶和花的生长和发育,因物种而异	成熟中的果实、茎的节和失水的叶子

温特的这项杰出的工作开辟了植物生长物质的研究领域,对以后植物生理学的发展起到了重大的推动作用。20 世纪 30 年代,化学家们鉴定出了温特研究的生长素是吲哚乙酸,它是一种小分子的有机物,是由色氨酸合成的,存在于植物细胞中。

目前已确定的存在于植物体内的激素有 5 种,如表 19-1 所示。表中的细胞分裂素和赤霉素都不是一种物质而是一类结构和功能都相似的物质。

植物也像动物一样,合成的激素量极少,但就是这极微量的激素却会对靶细胞产生非常大的影响。只要几个激素分子就能改变植物细胞的代谢或发育方向。因为激素能引发靶细胞中的信号转导,其结果是细胞中发生响应,例如基因的活化或失活,酶的抑制或活化,膜的变化等。

如表 19-1 所示,每种激素都会发生各种各样的影响。这 5 类激素都影响生长,也影响发育(细胞分化)。激素可以给靶细胞以分裂或伸长的信号从而促进其生长,或给靶细胞以减缓分裂或伸长的信号从而抑制其生长。一种植物激素的作用如何,决定于它在植物体内的作用部位、植物的发育阶段以及激素的浓度。在大多数情况下,不是单一的一种激素在起作用。控制植物的生长和发育的是几种激素浓度的比例。

19.1.2 生长素、细胞分裂素和赤霉素起促进作用

1. 生长素促进幼苗中细胞的伸长

生长素的主要功能是促进发育中的幼茎伸长。从植物体中分离得到的生长素是吲哚乙酸(indoleacetic acid,IAA)。

IAA 主要是在植物茎的顶端分生组织中合成,然后由顶端向下运输,使细胞伸长从而促进茎的生长。图 19.3 为 IAA 的浓度对茎和根生长的影响。当 IAA 的浓度在一定范围内时,它促进茎的伸长,但到一定浓度(图中为 0.9g/L)时,则抑制茎的生长。这种抑制作用之所以发生,大概是因为高浓度的 IAA 会使细胞合成另一种激素——乙烯,而乙烯起的作用一般是抵消 IAA 的影响。

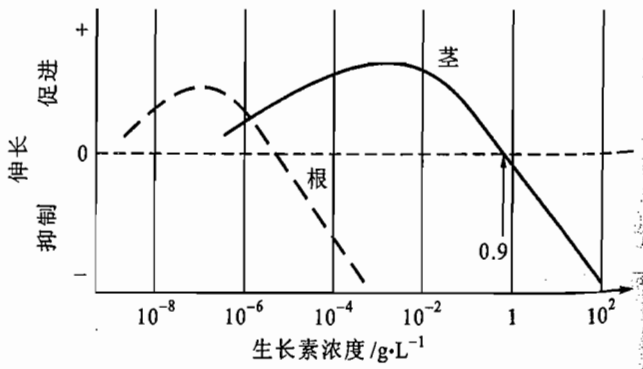


图 19.3 生长素浓度对茎和根细胞伸长的影响

IAA 对根的影响与对茎的影响完全不同,不能促进茎生长的低浓度的 IAA,对根的伸长却有明显的促进作用;反之,对茎的生长起促进的 IAA 浓度,却明显抑制根的伸长。这种现象说明:① 同一种化学信使在浓度不同时,对同一种靶细胞的作用可能不同;② 一定浓度的激素对不同种类的靶细胞,影响可能不同。

生长素为什么会促使细胞伸长?比较普遍接受的假说认为,其作用是使细胞壁变得松散,从而引起其伸

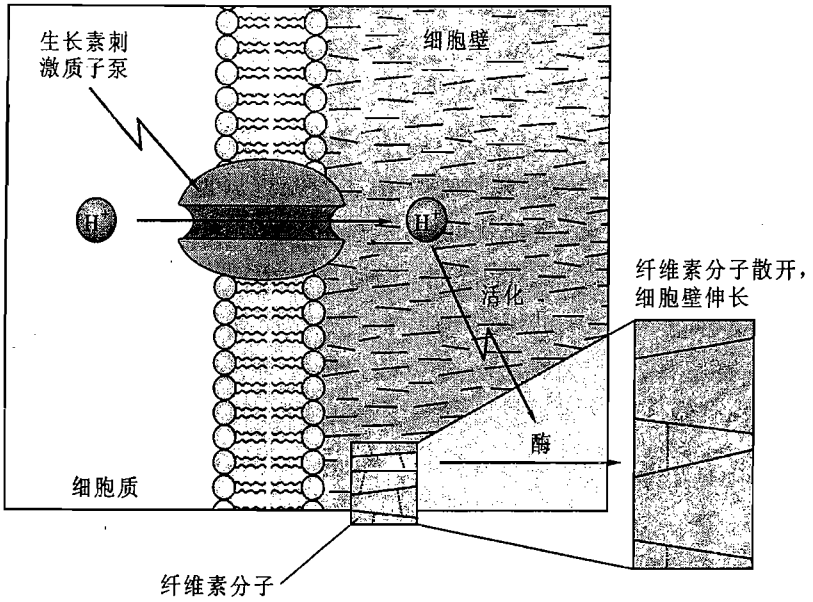


图 19.4 生长素促进细胞伸长的原理(假说)(引自 Campbell 等,2000)

长。图 19.4 是这种假说的示意。生长素可能刺激了植物细胞质膜中的质子泵,把质子(H^+)泵入细胞壁,H^+又活化某种酶使之打断壁中将纤维素分子交联起来的氢键。由于细胞壁变得松散,不再能阻止细胞的渗透性吸水,于是开始伸长。细胞进一步合成壁物质和细胞质,所以能继续伸长。

生长素不仅能促进根和茎的伸长,也能促进茎长粗,因为它能引起维管分生组织中细胞的分裂从而引发维管组织的发育。发育中的种子也产生 IAA,从而促进果实的生长。喷洒人工合成的类似生长素物质,可以不经过受精作用而形成果实。用这种办法可以获得番茄、黄瓜、茄子等的无籽果实。

2. 细胞分裂素促进细胞分裂

细胞分裂素(cytokinin)是促进细胞分裂的激素,已经从植物体内提取出了好几种细胞分裂素,还有许多种人工合成的类似物质。生长活跃的组织,特别是根、胚和果实,都产生细胞分裂素。根中合成的细胞分裂素会随木质部汁液上运至茎中。

在进行组织培养时,向培养基中加入细胞分裂素会促进细胞的分裂、生长和发育。细胞分裂素能延迟花和果实的衰老,给切花喷洒细胞分裂素有利于其保鲜。

在植物体内,细胞分裂素的作用常受生长素浓度的影响。可以用去掉顶芽(打顶)的办法进行一项简单的实验。取两株年龄相同的植物(例如烟草),一株打顶,一株不打顶。数周后打顶的植株会长出许多分枝,显得繁茂,而未打顶的植株则长得比较紧凑,没有分枝,这是因为顶芽产生的生长素抑制了侧芽的生长,而去掉了顶芽的植株,则来自根的细胞分裂素促进了其侧枝的发育。

有些植物即使顶芽存在,侧枝也会发育,这是由生长素和细胞分裂素二者的比例决定的。来自顶芽的生长素和来自根的细胞分裂素相互对抗,于是出现了不同的生长型式。常常见到植株下部的侧芽先开始生长,就是因为在植株下部生长素与细胞分裂素之比较小。

生长素与细胞分裂素的对抗作用可能是植物协调其根部和地上部生长的一种办法。随着根的发育,就会有越来越多的细胞分裂素运至地上部,给地上部以形成更多分枝的信号。

3. 赤霉素促使茎伸长,还有其他作用

水稻会发生“恶苗病”,即植株长得特别高,颜色发黄。这是由赤霉菌属(*Gibberella*)的真菌引起的疾病。恶苗病使水稻在结实前就死亡,颗粒无收。原来造成“恶苗”病的原因是赤霉菌释放的一种化学物质,称为赤霉素(gibberellin)。后来的研究发现植物体内就有赤霉素,其作用是调节植物的生长。恶苗病的原因是赤霉菌分泌的赤霉素剂量过高。

目前已知的赤霉素有 70 多种,其中许多种是天然存在的。植物体内合成赤霉素的部位是根尖和茎尖。赤霉素有许多种作用,其中主要的一项是促进茎和叶的生长,好像是加强生长素的作用,但这两种激素如何

相互作用,目前尚不明了。赤霉素和生长素在一起,也能影响果实的发育,可以形成无籽果实。使用得最广泛的是用赤霉素溶液喷洒葡萄,不但可以得到无籽葡萄,而且果实也长得特别大。

赤霉素对许多植物的种子萌发也很重要。有些需要经过特殊的低温处理才能萌发的种子,用赤霉素处理后不需低温便可萌发。种子中的赤霉素可能是环境信号和代谢作用之间的纽带,它能在环境条件适当时调动休眠胚中的代谢过程,使胚恢复生长。例如,一些禾谷类的种子,在水分条件改善时便会产生赤霉素,动员贮藏的养分以促进萌发。有些植物中,赤霉素和别的激素(如脱落酸)之间有对抗作用。脱落酸维持种子的休眠,而赤霉素则相反。

19.1.3 脱落酸和乙烯起抑制作用

1. 脱落酸抑制植物体内许多过程

对于一年生植物,种子休眠特别重要,因为在干旱和半干旱地区,萌发后没有适当的水分供应就意味着死亡。影响种子休眠的因素有许多种,但对多数植物而言,脱落酸(abscisic acid, ABA)似乎是最重要的,它是生长抑制剂。这类植物的种子在土壤中处于休眠状态,只有在大雨将其中的 ABA 洗净后才开始萌发。所以,有许多种植物只有在大雨之后才萌发。

如前所述,赤霉素促进种子萌发。决定着种子是否萌发的因素是赤霉素与脱落酸之比,而不是它们的绝对浓度。芽的休眠也是由这两种物质的比例决定的。例如苹果,正在生长的芽中 ABA 的浓度比休眠芽中的为高,但其中赤霉素的浓度也很高,所以 ABA 不能起抑制作用。

除去在休眠中起作用外,ABA 也起着“胁迫激素”(stress hormone)的作用,帮助植物协调不利的环境。例如,因干旱而植物失水时,ABA 就在叶中积累,使气孔关闭。这就减少了蒸腾作用,即减少了水分的损失;当然,同时也降低了光合作用,减少了糖的生产。

2. 乙烯引发果实的成熟和其他衰老过程

果实的成熟是一个衰老过程,包括细胞壁的降解、颜色的变化(通常是由绿变黄),有时还有失水。这些过程是由乙烯(ethylene)引发的。乙烯是在果实中形成的,因为它是气体,所以很容易在细胞之间扩散,也能够通过空气在果实之间扩散。在一箱苹果中,如果有一个苹果过熟而变质了,那么一箱中的所有苹果都会很快成熟随后变质。如果将未成熟果实放在一个塑料袋中,它们很快就会成熟,因为乙烯会在袋中积累,加速果实的成熟。

果实的现代催熟方法,就是采摘绿的未成熟果实,然后贮存在大的箱内并通入乙烯,使果实成熟。番茄就可以用这种方法处理。反之,也可以将果实贮存在箱中,然后通入 CO_2,将乙烯排出,以去除乙烯的作用。也可以让 CO_2 气体环流以防止乙烯的积累,用这种方法,可以将秋季采摘的苹果贮存到来年夏季。

秋季落叶树的叶子也会变色,随后干燥并脱落,这也是一种衰老过程。秋季叶色变黄或变红是由于叶绿素被破坏而且不能再合成。黄色是由于原来存在的黄色色素所致,这些色素本来就存在于叶中,不过其颜色为叶绿素的绿色所掩盖。红色则往往是气温降低后有新形成的红色的色素。乙烯大概在叶色的变化中起作用,但详情尚不明了。

对于乙烯促进落叶的情况,了解较多。在秋天落叶时,叶柄的基部形成离层(abscission layer)而与茎分离。显微镜下的观察表明,离层是由几排小的薄壁细胞组成的,叶片本身的重量(常常伴随着风吹)使叶柄从离层处与茎分离。与离层相邻的是茎上的一层保护细胞。在叶片脱离之前,这一层保护细胞就形成了一个叶痕。叶片脱落后,叶痕表面上的死细胞就起保护作用,防止病原体的侵害。

落叶是由环境因素引发的,这些因素中首先是秋季的短日照,其次还有低温。这些环境条件显然引起了乙烯与生长素比例的变化。生长素防止脱落并有助于叶中正常代谢的进行,但叶片衰老时,所合成的生长素越来越少。与此同时,细胞开始合成乙烯,乙烯又促进一些酶的形成,而这些酶是分解细胞壁物质的。秋季落叶是植物的一种适应,它使得树木在冬季不致干枯。没有叶片就不会丢失水分,而这时根不能从冻土中吸收水分。

19.1.4 植物激素在农业上有许多用途

植物激素有多种用途,如前所述,果实成熟的控制和无籽果实的生产就是两大项应用。也可以用激素控制果实的脱落时期,例如,喷洒生长素就可以控制柑橘和葡萄柚的落果,使之在未采摘时不脱落。但这时生长素的用量必须严格控制,因为施

用生长素过多会促进乙烯的合成，使得果实过早地成熟并脱落。

有时要用大剂量的生长素促使未成熟的果实脱落，称为疏果。例如，喷洒生长素可以使苹果或油橄榄的一部分未成熟果实落下，而使留下的果实长得更大。有时用乙烯对桃树和李树进行疏果，也有时用以处理一些浆果以便于机械采收。

如前所述，赤霉素和生长素配合使用，可以形成无籽果实。但早期喷洒赤霉素又可以促进某些作物结实。大剂量的赤霉素甚至可以使二年生植物，如胡萝卜、甘蓝、甜菜在生长的第一年就开花结实。

植物激素的另一个应用领域是除草。2,4-D 是一种人工合成的生长素类物质，是广泛应用的除草剂(herbicide)。它破坏各种激素的正常比例而使植物生长的正常调节受到干扰。因为双子叶植物比单子叶植物对 2,4-D 更为敏感，所以可以用 2,4-D 除去禾谷类田间的双子叶杂草。

现代农业使用的人工合成的化学药剂非常多。不使用除草剂和人工合成的植物激素，农产品的产量可能下降，影响很大。但是，与此同时，人们也越来越关心在农业中大量使用人工合成的化学药剂会造成环境的公害，影响人们的健康。例如，合成 2,4-D 时的一种副产物是二噁英(dioxine)，它对哺乳动物毒性极大。2,4-D 本身对哺乳动物没有毒性，但二噁英却会造成实验动物的先天性缺陷、肝病和白血病。所以，二噁英会造成严重的环境公害。也有人担心合成药剂的使用会影响食品的风味和营养价值。

19.2 植物的生长响应和生物节律

19.2.1 向性改变植物生长的方向

植物对于环境中的物理刺激有多种响应(response)。最明显和最灵敏的响应就是含羞草(*Mimosa pudica*)的响应。在正常情况下含羞草的叶片是伸开的。叶都是复叶，一个主叶柄上有 4 个小叶柄，每个小叶柄上又有许多小的叶片。只要轻轻一碰，所有的小叶都向上合拢，4 个小叶柄也合起来。如果只触摸一张小叶片，就会看到这种刺激的传播过程。数秒钟之后，整株植物的叶片都闭合起来，好像整株植物都萎蔫了。这是因为每个小叶片的基部以及所有大、小叶柄的基部都有一个由一些特殊的细胞组成的叶枕。这些细胞的膨胀度极易发生变化。含羞草的运动是最迅速也是最明显的。含羞草的这种运动称为膨胀运动(turgor movement)，因为它是由膨胀度的变化引起的。

植物还有一类响应称为向性(tropism)。向性运动不那么快，是一种生长运动。向性有 3 种：向光性(phototropism)、向重力性(gravitropism)和向触性(thigmotropism)。

向光运动已在前面讲过。植物的生长也受重力的影响。如果正在萌发的玉米籽粒是根朝下、芽朝上时，那么芽就一直朝上生长，而根则朝下(朝向重力)生长。如果两三天后将这株幼苗平放，使根和芽都在一个平面上，放在暗处，不久根就会向下弯曲，芽就会向上弯曲。这时根表现的是正向重力性，芽表现的是负向重力性。

植物如何辨别“上”和“下”，仍有待研究。关于根的正向重力性，有一种假说认为重力将一些称为造粉体(amyloplast)的细胞器(其中含有淀粉粒)拉向细胞的下部，而这种细胞器的不均匀分布则引起生长素的重新分配。所以根的向重力性是由于上下部生长素的浓度不同引起的。但关于苗的负向重力性与生长素的关系，仍毫无所知。无论如何，向重力运动是植物的一个重要的适应现象。不管种子在土壤中放置的方向如何，总是根朝下长，苗朝上长。

向触性的一个明显的例子，是豌豆的卷须。卷须是一种变态的叶，豌豆植株利用卷须在一种坚固的支持物上攀援生长。卷须一接触到支持物，相对一面的生长就加快，于是卷曲起来。向触性使得植株依靠支持物而向光生长。

各种向性的共同点是帮助植物的生长与环境相协调。植物还有在时间上与环境相协调的适应。

19.2.2 植物有生物钟

人体的脉搏、血压、体温、细胞分裂速率、血细胞数目和代谢速率等，都有昼夜节律。植物也是一样，许多豆科植物的叶子昼张夜闭(前面说到的含羞草也是如此，所以又称这种运动为睡眠运动)，气孔昼开夜合等，都是一种与生俱来的昼夜节律。由于这种节律大概以 24 h 为一周期，所以称为近似昼夜节律(circadian rhythm)。近似昼夜节律并不因环境的变化而立即消失。如植物的睡眠运动，即使在连续光照或黑暗下，也

会照常发生。所以环境的刺激并不是发生昼夜节律的原因。对许多种生物的研究表明,控制着这种节律的是生物体内的一种计时装置,这种装置就是所谓生物钟(biological clock)。

生物钟究竟是什么?现在还没有完全了解。已知人和哺乳动物体内,生物钟位于下丘脑中的一组细胞内。但其他生物,包括植物在内,生物钟的定位仍毫无所知。不过近年来分子生物学的研究有了一些进展。对于近似昼夜节律发生了变化的突变型进行研究,鉴定出了啮齿类动物、果蝇、真菌和拟南芥的一些有趣的基因。这些基因编码的是一些转录因子,这些转录因子积累到一定浓度之后就会使其自身的基因失活。浓度下降,则转录又重新开始。这种变化大约以 24 h 为一周期,也就是说,一些特殊蛋白质浓度的周期性变化似乎就是一种钟表。

生物钟的变化周期是 24 h 左右,但不一定是整整 24 h。而且当外界的昼夜变化突然改变时,生物钟并不能立即进行调整。无论是人乘飞机旅行,还是将植物从一个时区迅速移到另一个时区,都会有"时差",即昼夜节律不能立即与外界的变化同步,而要落后一些。生物钟的另一个特点是很少受温度的影响。这是生物钟与大多数代谢过程不同之处。

植物的一生,不仅受昼夜变化的影响,也受季节性变化的影响。植物的开花、种子的萌发以及休眠的开始和结束,都是在一年之中某个季节或时刻发生的。这实际上是另一种计时机制。植物靠什么去感觉一年中的时间变化呢?环境给植物的这方面的信号是所谓光周期(photoperiod),即昼夜的长短。春季昼长夜短,秋季昼短夜长,正是这种昼夜长短的变化影响着植物的许多过程,其中最显著也最重要的就是开花过程。

就开花与光周期的关系来说,可将植物分为两大类,即短日植物(short-day plant)和长日植物(long-day plant)。短日植物一般在夏末或秋冬季开花,即需要短的日照时间,菊花就是典型的短日植物。长日植物则在春末或夏初开花,要求长的日照时间。菠菜、莴苣、冬小麦等都是长日植物,例如,菠菜必须日照时间超过 14 h 才开花。

早在 20 世纪 40 年代,科学家发现控制植物开花的并不是日照的长度,而是夜间的长度。所以,准确地说,短日植物应称为长夜植物,而长日植物应称为短夜植物。

证明夜长是控制植物开花的关键性实验是光间断实验。如图 19.5 所示,短日植物必须在长于一定时间的黑暗下才会开花,而夜间只要有一个短时间的闪光,就不能开花。相反,用短暂的黑暗打断光照,对开花毫无影响。长日植物只有黑暗时间短于一定长度时才会开花,黑暗时间延长则不会开花。但如对长的黑夜进行光间断,长日植物也能开花。

区分长日植物与短日植物的不是绝对的夜长,而是短于一个临界期的黑暗(长日植物)或长于一个临界期的黑暗(短日植物)。临界期的长短则因物种而异。

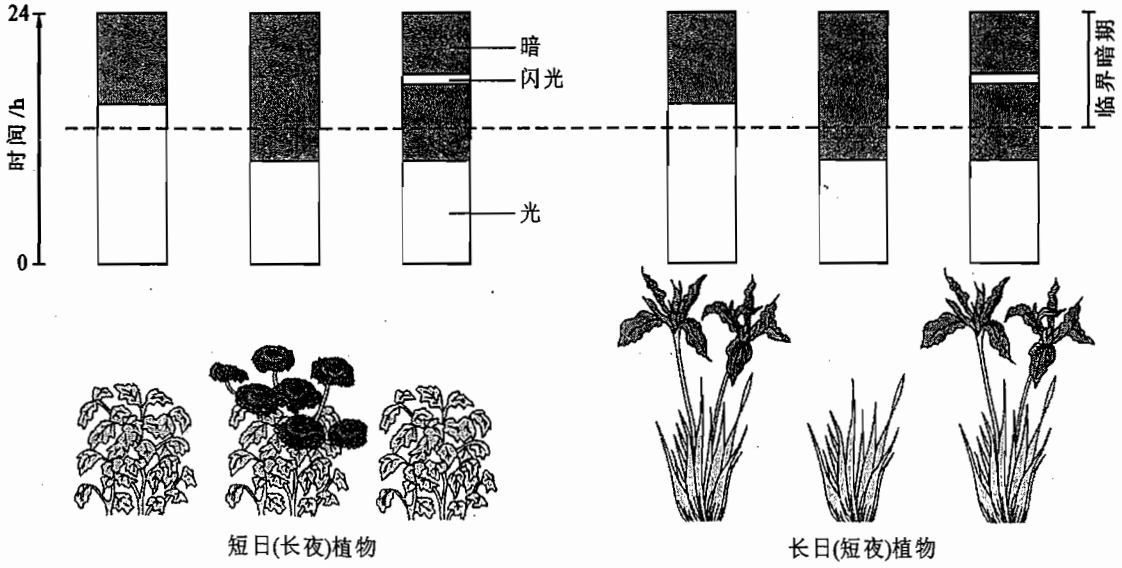


图 19.5 光间断实验(引自 Taiz 和 Zeiger,1998)

19.2.3 植物光敏素与生物钟有关

如上所述,夜间的长短决定着植物对季节的响应,那么植物又如何测量夜间的长短呢?这个问题还远未完全阐明,但已经肯定的是,有一类称为植物光敏素(phytochrome)的色素与此有关。

科学家们在研究不同波长的光对短日植物的开花有什么影响的过程中发现了光敏素。如前所述,夜间的光间断会妨碍短日植物开花。用不同波长的光——红光(波长 660 nm)和远红光(波长 730 nm)进行这项实验,得到了有趣的结果。红光(用 R 代表)间断可以阻止短日植物开花,但红光照射之后,再用远红光(FR)照射,则短日植物又能开花。用 R 和 FR 反复照射,决定短日植物是否开花的是最后一次的照射。最后一次用 R 照射的都不开花,最后一次用 FR 照射的都开花。图 19.6 就是这类实验结果的示意图。

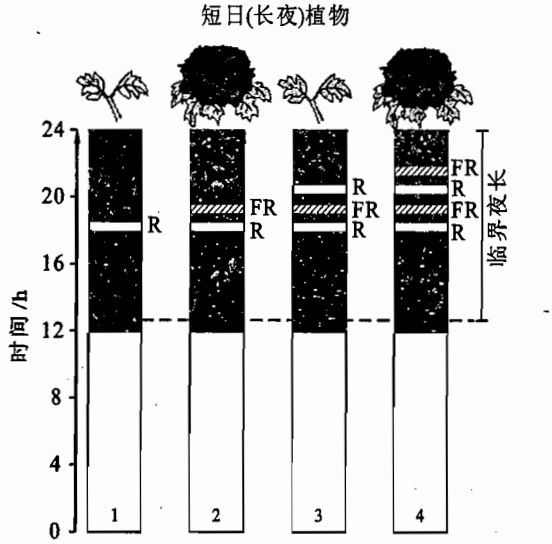


图 19.6 红光(F)和远红光(FR)的可逆效应
(引自 Taiz 和 Zeiger,1998)

红光和远红光的照射为什么会有这种可逆的效应呢?原因就在光敏色素。光敏色素是一种蛋白质,有 2 种形式,彼此之间结构上稍有差异。一种形式吸收红光,称为 Pr,另一种形式吸收远红光,称为 Pfr。Pr 吸收红光后转变为 Pfr,Pfr 吸收远红光后又变回为 Pr,Pfr 在黑暗中也会慢慢地转变为 Pr(图 19.7)。

这样,就完全可以解释植物如何测知夜间的长短了。白天照射的太阳光中,红光比远红光多得多,所以 Pr 都转变为 Pfr;而在夜间,则 Pfr 全都转变为 Pr。因此,日出时,Pr 迅速转变为 Pfr,而日落后 Pfr 又慢慢转变为 Pr。生物钟感知的时间就是从 Pfr 开始转变为 Pr(日落)到 Pr 迅速转变为 Pfr(日出)之间的时间,恰好与一天的昼夜变化同步。植物光敏素的转变不仅引发开花的响应,也引发其他生理过程如气孔开关、种子萌发等的响应。

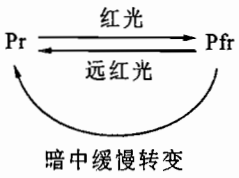


图 19.7 植物光敏素两种形式的相互转变

植物光敏素普遍存在于植物界,可能在所有光合生物中所起的作用,都是使植物体内的生理变化与自然界光照条件的季节性变化同步。

19.3 植物对食植动物和病菌的防御

植物在自然环境中也会遇到生物胁迫(biological stress),主要是食植动物和各种病原微生物的侵害。因此,在进化过程中,植物也发展了许多种防御机制,这也是目前日益受到重视的研究方面。

植物防御动物的方法有两类:物理的和化学的。长刺就是一种物理方法,化学方法则是合成有恶臭或有毒的化学物质。例如,有些植物产生一种异常的氨基酸,即刀豆氨酸(canavanine),这种氨基酸在结构上与精氨酸类似,精氨酸是必需的氨基酸。如果动物吃的刀豆氨酸太多,它就可能鱼目混珠,代替精氨酸而掺入蛋白质中。由于刀豆氨酸与精氨酸的结构毕竟不同,所以所形成的蛋白质形状不正常,因而其功能也不正常,于是动物死去。

有些植物引诱一种动物来帮助防御食植动物。下面是一个这方面有趣的例子:当毛毛虫咬食植物时,其物理的伤害以及毛毛虫唾液中的一种化学物质就会引发细胞内的一个信号转导过程,导致细胞产生一种专一的响应,即产生一种挥发性物质,而这种物质会引诱胡蜂。于是胡蜂将卵产在毛毛虫体内。胡蜂的幼虫吃尽毛毛虫,将其杀死。图 19.8 就是这一过程的示意图。

侵害植物的微生物有病毒、细菌和真菌。植物防

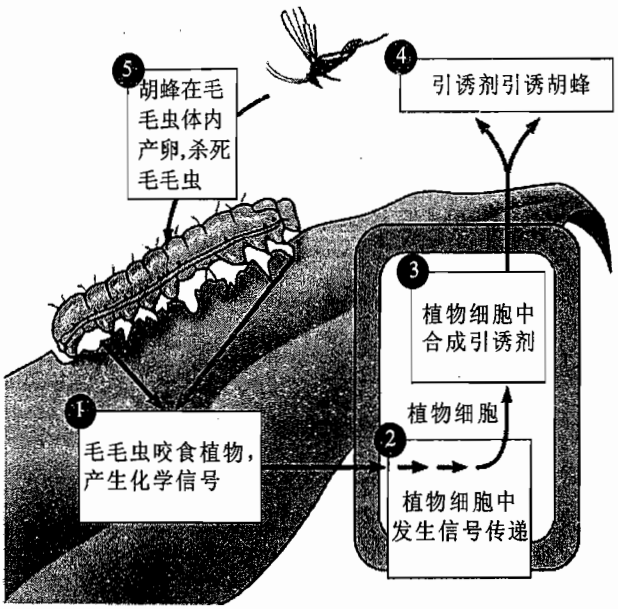


图 19.8 植物引诱一种昆虫帮助杀死另一种食植动物(引自 Campbell 等,2000)

御致病微生物的办法有两类:① 阻止或避免侵害;② 对抗入侵的病原体。

植物的表皮就是阻止病原体入侵的屏障。但是,微生物会穿过这道屏障,造成伤口或从有开口处(如气孔)入侵。一旦被侵害,植物又会利用第二道防线,即受侵害的细胞会释放杀死微生物的分子,并向附近的细胞传递化学信号进行类似的防御。病原体的侵害也会引起植物细胞中的化学变化,使壁变得较坚固,从而延缓微生物的传布。

植物可能具有某种化学防御系统,这是由植物的遗传特性决定的。有些情况下病原体能够侵入植物体,并在其中生存,但植物仍能存活。这就是所谓植物对该病原体的抗性。其原因是植物和病原体都能合成一对互补的分子。植物有许多抗性基因(resistance, *R*),每种病原体又有一组无毒性基因(avirulence, *Avr*),所谓无毒性即是对寄主为害相对较小。*R* 基因的产物是植物细胞中的一种蛋白质——R 蛋白,病原体的 *Avr* 基因产物则为另一种蛋白质——*Avr* 蛋白。*R* 蛋白与 *Avr* 蛋白之间能够发生专一的结合,这时植物就不会得病。

为什么有了这种关系植物就可以抵抗这种病原体呢?原来 *Avr* 蛋白是一种信号分子,当这种信号分子与受体(*R* 蛋白)相结合时,就会引起一系列的信号转导,其结果是促进了局部的响应,使局部的细胞发生化学防御响应,将本身杀死形成坏死斑,也将病原体封闭起来。这样植物仍可存活。图 19.9 就是植物对无毒性病原体防御响应的示意图。

第 1 步是 R 蛋白(R)与 Avr 蛋白(S)结合,第 2 步是引发一系列信号转导。第 3 步中促进局部的响应,产生坏死斑块。这一局部反应是很强烈的。除局部响应外,这种信号转导途径还可能使植物获得对这种病原体的全身抗性(图中 4、5、6 的 3 个步骤)。第 4 步是产生一些激素,传至全身。当这些激素到达距感染部位较远处时,还会引起进一步的信号转导(第 5 步),最终(第 6 步)产生更多的有防御作用的化学物质。

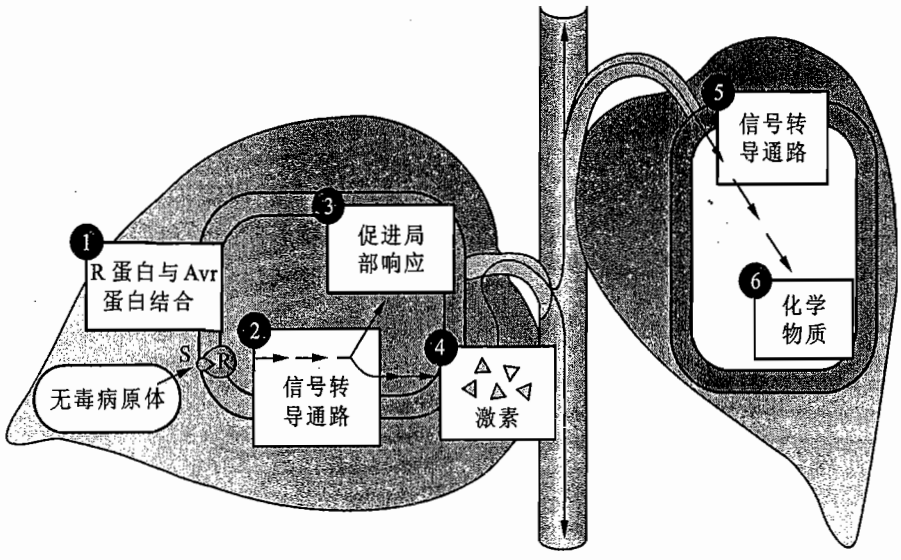


图 19.9 植物对无毒性病原体的防御(引自 Campbell 等,2000)

这种抗性称为全身的获得性抗性(systemic acquired resistance),是一种没有专一性的防御响应,所以能够使植物在相当长的时期内对许多种病原体都有抗性。

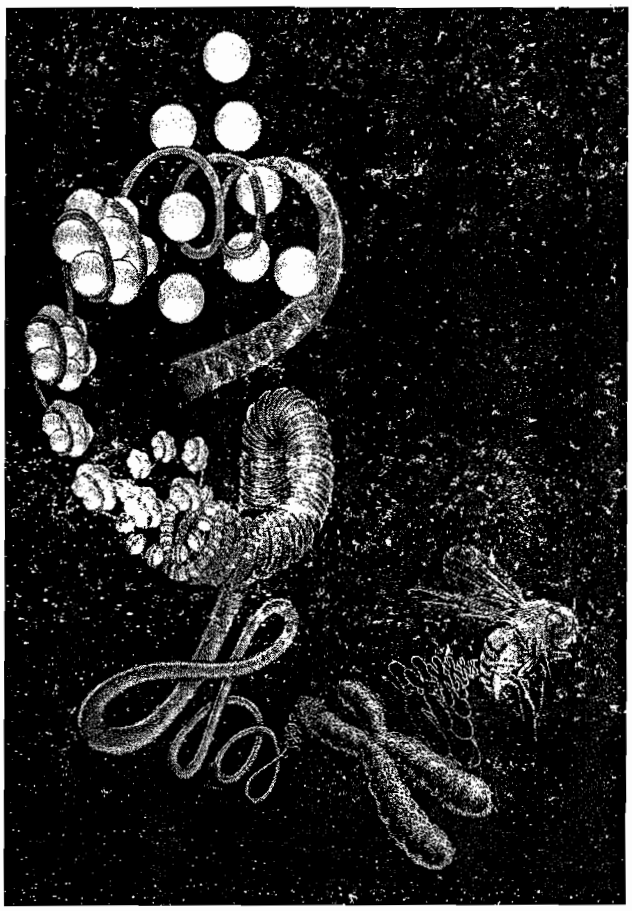
上述激素是什么物质呢?近年来的研究发现水杨酸就是其中之一。水杨酸甲酯就是常用的退热剂阿司匹林。

思考题

1. 菊花是短日植物,在菊花临近开花的季节,存放菊花的屋子夜间不能有照明。有一人在这时偶然将菊花室内的灯开了一下。你想会有什么结果?有什么办法纠正他的错误?
2. 玉米矮化病毒能显著抑制玉米植株的生长,因而感染这种病毒的玉米植株非常矮小。你推测病毒的作用可能是抑制了赤霉素的合成。试设计实验来检验你的假设,该实验不能是用化学方法测定植株中赤霉素的含量。
3. 一位植物学家发现有一种热带灌木,当毛毛虫吃掉它的一片叶子之后,不再吃附近的叶子,而是咬食一定距离以外的叶子。他又发现当一片叶子被吃掉后,附近的叶子就开始合成一种拒绝毛毛虫侵害的化学物质。但人工摘去叶子没有像虫咬伤那样的作用。这位植物学家推测叶片受虫咬伤后,会给附近的叶片发出一种化学信号。如何用实验来检验这种推测?

第4篇 遗传与变异

20 遗传的基本规律
21 基因的分子生物学
22 基因表达调控
23 重组 DNA 技术简介
24 人类基因组



20 遗传的基本规律

20.1 遗传的第一定律
20.2 遗传的第二定律
20.3 孟德尔定律的扩展简介
20.4 多基因决定的数量性状
20.5 遗传的染色体学说
20.6 遗传的第三定律
——连锁交换定律
20.7 细胞质遗传

孟德尔,遗传学的创始人

原产于澳大利亚的虎皮鹦鹉(budgerigar)是一种长尾小鹦鹉,现在是养鸟爱好者的宠物。自然界大多数虎皮鹦鹉个体所具有的毛色特征是背面上半部为黄色并伴有黑色条纹,其腹面下半部是绿色的,遗传学家称这类个体为野生型(wild-type)。而白色、蓝色、纯黄色的虎皮鹦鹉在自然界不常见,但这些品系中的大部分都被宠物爱好者或在动物园中饲养。蓝色的虎皮鹦鹉由于羽毛蓝得可爱,人们称它为"天蓝",是最受欢迎的一种。

虎皮鹦鹉羽毛颜色是一种遗传特征(inherited characteristics),这类特征可以通过双亲的羽毛颜色来预知其后代羽毛颜色的变化。如果两只野生型(黄绿色羽毛)的虎皮鹦鹉交配,它们所有的子代都是野生型的话,则可断定这些"野生型"的个体是纯种(pure breed)。然而,将一只纯种的野生型个体与一只"天蓝"(蓝色羽毛)的个体交配,它们的子一代(first filial generation, F_1)个体的羽毛颜色都为野生型的黄绿色,"天蓝"的毛色却没有出现。如果当这些表现为野生型毛色的虎皮鹦鹉的 F_1 个体间进行交配,其产生的子二代(second filial generation, F_2)的鸟中,大约有75%的个体表现为野生型(黄绿色),大约有25%的个体出现"天蓝"色。这些道理是人们在几个世纪前就从家养的动物和植物中认识了。而遗传学(genetics)的历史渊源无疑是来自于早期人们对动物、植物选择育种的探索。

本章将讲述遗传的基本规律,掌握根据亲本的特征判断子代的特殊特征的遗传分析方法,揭示遗传的重要而基本的概念——配子形成和受精后的染色体及其所携带的基因(gene)最终是怎样决定生物体的性状的。

20.1 遗传的第一定律

20.1.1 孟德尔的豌豆杂交试验

格里戈·约翰·孟德尔(Gregor Johann Mendel,1822—1884)是遗传学的伟大创始人。

孟德尔出生于奥地利西里西亚的海因策道夫村。他于1843年,成为当时奥地利古老的布隆(Brünn)城(现在捷克共和国)的奥古斯汀修道院的修道士。1856年,孟德尔在修道院的一小块花园土地上,开始了他为时8年的豌豆杂交试验——导致了孟德尔发现遗传的基本规律,并为现代遗传学奠定了基础。

孟德尔的豌豆杂交试验工作是生物学历史上的一项经典性工作。他所挑选的有差异的性状(character或trait)都是既明显而又稳定的下列7对:

(1) 成熟种子形状的差异　圆形或皱缩。

(2) 种子胚乳(即子叶)颜色的差异　黄色或绿色。

(3) 种皮颜色的差异　褐色或白色(褐色种皮者开红花,白色种皮者开白花)。

(4) 成熟豆荚形状的差异　饱满或皱缩。

(5) 未成熟豆荚颜色的差异　绿色或黄色。

(6) 花着生位置的差异　腋生或顶生。

(7) 茎的长短差异　长茎或短茎。

他种植了数以千计的豌豆植株,观察并分类记录杂交第一代(或称子一代,F_1)和杂交第二代(或称子二代,F_2)中具有各种性状的植株或种子数,然后对它们进行统计,最后作数学归纳。由于孟德尔有数学和统计学的训练,他从一个简单的二项式展开式的各项系数中,发现了豌豆杂交试验数据中显示出来的规律性,并深刻地认识到1∶1,3∶1比率中隐藏着的深刻含意。

20.1.2 分离定律:一对性状的遗传分析

正如先前所述,成熟豌豆种子的形状有圆形和皱缩的差别,这便是孟德尔所关注的其中一对相对性状(relative character, contrast character)。圆形种子的植株自花授粉,后代的豌豆种子都是圆形的;皱缩种子的植株自花授粉,后代的豌豆种子全是皱缩状的。缘于它们都是纯种,孟德尔将这两个品种的植株作为亲本(代)进行杂交。杂交试验时,先将一个亲本(圆形)的未成熟花的雄蕊去掉,然后给其授上另一亲本(皱缩)的花粉,如果称此种杂交方式为正交,则反过来用圆形亲本的花粉授予去掉雄蕊的皱缩亲本植株的柱头上的杂交方式称为反交。结果发现,圆形种子的植株无论作父本还是作母本,即正反交(reciprocal crosses)长成的豆荚中的豌豆豆粒(F_1)全部为圆形的,不出现皱缩或其他形状,皱缩性状被圆形性状掩盖了。圆形性状对皱缩性状是显性性状(dominant character),因为它在F_1中显现出来,而皱缩性状对圆形性状而言是隐性性状(recessive character),在F_1中不被显现。F_1豌豆种下去,长出的豌豆植株,让其自花授粉,得到的F_2植株上的同一豆荚内,同时出现了圆形和皱缩两种形状的豆粒,而且皱缩性状与亲代皱缩种子完全一样!孟德尔分类统计了F_2所获得的种子的数目,其中5474颗是圆形的,1850颗是皱缩的,两者之比为2.96∶1。这个比率非常近于3∶1。这表明,在F_2中,隐性的皱缩性状又出现了,而且按一定的数量比率(1/4)再次出现,这种现象称为分离(segregation)。

孟德尔还研究了豌豆的其他6对相对性状,同样表明,F_1表现显性性状,在F_2中则出现分离,而且具显性性状的数目与具隐性性状数目之比约为3∶1(表20-1)

表20-1　孟德尔豌豆杂交试验结果

亲本的相对性状			F_1	F_2	F_2比率(显性∶隐性)
性状	显性	隐性			
种子形状	圆形	皱缩	全部圆形	5 474圆形,1 850皱缩	2.96∶1
子叶颜色	黄色	绿色	全部黄色	6 022黄色,2 001绿色	3.01∶1
种皮颜色(花的颜色)	褐色(红色)	白色(白色)	全部褐色(全部红色)	705褐色(红花),224白色(白花)	3.15∶1
豆荚形状	饱满	皱缩	全部饱满	882饱满,299皱缩	2.95∶1
豆荚颜色(未成熟时)	绿色	黄色	全部绿色	428绿色,152黄色	2.82∶1
花的部位	腋生	顶生	全部腋生	651腋生,207顶生	3.14∶1
茎的长度	长茎	短茎	全部长茎	787长茎,277短茎	2.84∶1

孟德尔没有把实验停止在 F_2 上，他播种 F_2 种子，长成植株后让其自花授粉，在 F_3 中，他发现凡是皱缩种子长成的植株只产生皱缩的豌豆。说明所有 F_2 的皱缩豌豆都和纯种皱缩亲本一样，也是纯种。但是，F_2 中圆形种子尽管表现相同，但其中 1/4 长成的植株只产生圆形种子；其他 2/4 长成的植株却又产生 3 圆形：1皱缩种子。孟德尔曾这样把实验继续到第 6 代。每代的结果都一致证明：原来 F_2，F_3，F_4…中产生的 3∶1，实际上是 1∶2∶1，即 1/4 纯圆形，2/4 杂（不纯的）圆形，1/4 纯皱缩。

孟德尔对其实验结果提出了一些假设，我们用现代遗传学的术语（包括用“基因 gene”代替他当时的“遗传因子 factor”）来叙述他的假设：

（1）生物体的遗传特征（性状）是由基因决定的。

（2）每棵植株的每一对相对性状都分别由一对等位基因（allele）控制。比如，控制种子形状的等位基因有圆形基因和皱缩基因两种形式，控制子叶颜色的一对等位基因有黄色基因和绿色基因。每棵植株的体细胞中的基因都是成对的。

（3）每一个生殖细胞或配子（gamete）（卵细胞或花粉）中只含有每对等位基因中的一个基因。

（4）每一对基因中，一个来自父本的雄性生殖细胞（花粉或精子），一个来自母本的雌性生殖细胞（卵子）。在形成下一代新的植株或合子（zygote）时，雌、雄生殖细胞的结合是随机的。

（5）形成生殖细胞时，成对的基因相互分离，分别进入不同的生殖细胞中去。

孟德尔以 R（round）表示决定圆形性状的显性基因（dominant gene）；r 表示决定隐性性状——皱缩的隐性基因（recessive gene）。现以图 20.1 说明孟德尔的假设。

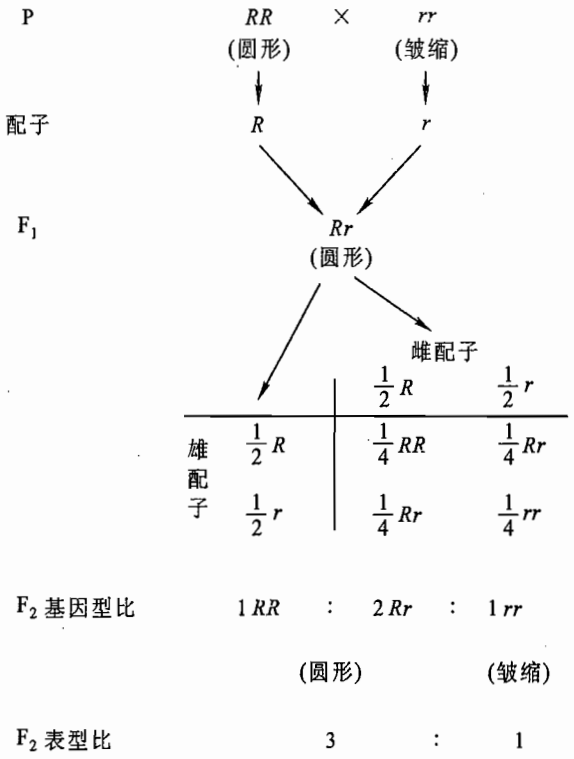
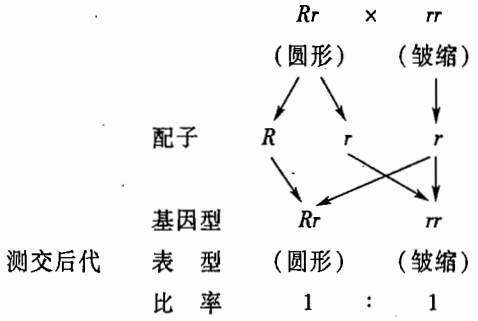


图 20.1 豌豆种子形状的分离和孟德尔的假设

在图 20.1 中，豌豆种子形状的基因组成 RR，Rr，rr 称为基因型（genotype），其中 RR，rr 是纯合体（homozygote），而 Rr 为杂合体（heterozygote）。豌豆种子形状“圆形”和“皱缩”则称为表型（phenotype），是生物体可以观察到的或外在的特征，诸如豌豆的花色、子叶颜色、植株的高矮等。由图 20.1 可见，不同的基因型有不同的表型，如 RR，rr；不同的基因型也可有相同的表型，如 RR 与 Rr。

孟德尔采用他首创的方法——测交（test cross）来证明 F_1 杂种产生两种不同但数目相等的配子。将 F_1 杂种与隐性的亲本进行授粉，其后代果然产生 50% 圆形种子，50% 皱缩种子。



由于隐性性状不能遮盖显性性状，但能显出纯隐性性状，所以这样的测交结果才能直接反映出 F_1 杂种所产生配子的类型和数目，因而从测交子代的表型可以直接判断杂合体的基因组成。测交实质上是用隐性亲本来测验 F_1 杂种基因型的一种回交（backcross）方式。而显性亲本的回交却不能达到此目的，测交方法的巧妙之处就在于此。测交实验结果令人信服地证明了孟德尔的因子分离假设的正确性。

纵观孟德尔对豌豆一对相对性状（种子形状圆形和皱缩）的杂交试验及结果分析、假设的提出及其测交试验的证明、分离现象及其本质的分析的全过程，他完整地揭示了一对相对性状的遗传规律，这便是著名的孟德

尔分离定律(law of segregation)。归纳孟德尔分离定律时,我们可以这样表示:一对基因在杂合状态互不混淆,保持其独立性。在配子形成时,又按原样分离到不同的配子中去。在一般情况下,配子分离比是 1∶1,F_2 基因型分离比是 1∶2∶1,F_2 表型分离比是 3∶1。

20.2 遗传的第二定律

20.2.1 两对性状的遗传分析

孟德尔在分析了一对相对性状传递规律的基础上,再利用具有两对性状差异的豌豆进行遗传分析,提出了独立分配定律(law of independent assortment)或自由组合定律。

他用纯种的黄色子叶同时又是圆形籽粒的植株与纯种的绿色子叶同时又是皱缩籽粒的植株杂交,F_1 的豌豆都是黄色圆形的籽粒,而绿色皱缩的性状未显现。F_2 结果有新发现:豌豆的表型从本质上看不是 2 种而是 4 种,除原来亲本类型黄色圆形、绿色皱缩之外,还有新的性状组合称为重组(recombination)出现,即黄色皱缩与绿色圆形的表型。另一发现是:这 4 种表型在数量上的比率不是 3∶1,而是 9∶3∶3∶1,其实得数目的分布见表 20-2。

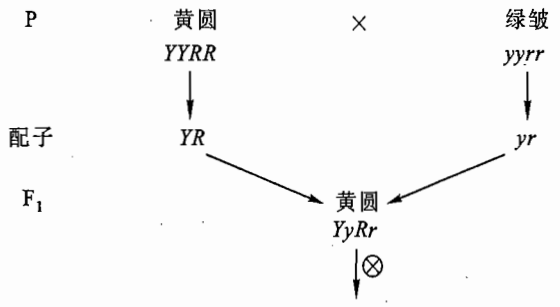
根据表 20-1 已知,孟德尔已证明了黄色子叶对绿色子叶为显性,圆形种子对皱缩种子为显性,而且这两对性状各自均遵循分离定律。表 20-2 的实验结果不仅不违背分离定律而且进一步证实了它的正确性。如果先不考虑圆、皱这对性状,只统计黄、绿的数目,其结果是 416 黄∶140 绿 = 2.97∶1。不言而喻,如果单纯考虑种子形状圆形、皱缩这一对性状,其结果是 423 圆∶133 皱 = 3.18∶1。或者从 9∶3∶3∶1的比率中,我们可以看到,圆∶皱 = 12∶4 = 3∶1;黄∶绿 = 12∶4 = 3∶1,这就是 F_2 中单基因的杂交比。这样的分析无疑说明9∶3∶3∶1的比率既然可以分解为两个 3∶1,那么它本身就来自二项式 $(3/4+1/4)^2$ 展开式的各项系数!

表 20-2 豌豆的两对性状杂交结果

性状	实得数目	比率
黄圆	315	9
黄皱	101	3
绿圆	108	3
绿皱	32	1
总数	556	

用符号和图示来表示孟德尔定律,并将它公式化的方法被称为 Punnett 棋盘式方格(Punnett square)(图 20.2)。

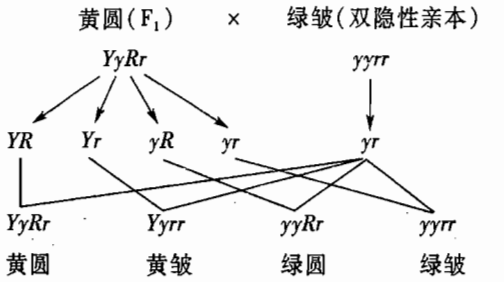
孟德尔还是用测交方法证明 F_1 配子的分离比一定是 1∶1∶1∶1。将 F_1 黄圆植株(*YyRr*)用双隐性的亲本植株(*yyrr*)进行测交,预期测交结果应该得到 1/4 黄圆(*YyRr*),1/4 黄皱(*Yyrr*),1/4 绿圆(*yyRr*),1/4 绿皱(*yyrr*)数目相等的 4 种表型(括号内为相应的基因型)的植株。两次测交的结果如下:



F_2 雄配子 / 雌配子	1/4*YR*	1/4*Yr*	1/4*yR*	1/4*yr*
1/4*YR*	1/16*YYRR*(黄圆)	1/16*YYRr*(黄圆)	1/16*YyRR*(黄圆)	1/16*YyRr*(黄圆)
1/4*Yr*	1/16*YYRr*(黄圆)	1/16*YYrr*(黄皱)	1/16*YyRr*(黄圆)	1/16*Yyrr*(黄皱)
1/4*yR*	1/16*YyRR*(黄圆)	1/16*YyRr*(黄圆)	1/16*yyRR*(绿圆)	1/16*yyRr*(绿圆)
1/4*yr*	1/16*YyRr*(黄圆)	1/16*Yyrr*(黄皱)	1/16*yyRr*(绿圆)	1/16*yyrr*(绿皱)

总计: 9/16(黄圆) : 3/16(黄皱) : 3/16(绿圆) : 1/16(绿皱)

图 20.2 豌豆两对性状的自由组合 设:*Y* 代表黄色基因,*R* 代表圆形基因,*y* 和 *r* 分别代表它们的隐性等位基因



测交1	31		27		26		26
测交2	24		22		25		26
总 数	55		49		51		52
比 率	1	:	1	:	1	:	1

归纳孟德尔的独立分配定律时，我们可以这样理解：两对基因在杂合状态时保持其独立性，互不混淆。配子形成时，同一对基因各自独立分离，不同对基因则自由组合，在一般情况下，F_1 配子分离比为 1∶1∶1∶1；F_2 基因型比为 $(1:2:1)^2$，即 $(1/4+2/4+1/4)^2$ 三项式展开式的各项系数；F_2 表型比为 $(3:1)^2$，即 $(3/4+1/4)^2$ 二项式展开式的各项系数。自由组合定律在南瓜的形状和果实的颜色这两对相对性状的传递中有很好的应用。南瓜中有白色果实圆盘状、白色果实球状、黄色果实圆盘状和黄色果实球状 4 种可以遗传的十分明显的特征。遗传学家指出，果实的白色对黄色为显性，由 W,w 决定；果实的形状由另一对基因 D,d 决定，D 基因决定圆盘状，d 基因决定球状，圆盘状对球状为显性。用纯合的白色圆盘状南瓜($WWDD$)与黄色球状南瓜($wwdd$)作为亲本进行杂交。F_1 的南瓜全都为白色圆盘状的，其基因型均为 $WwDd$，因为只要有 W 与 D 两个显性基因同时存在，南瓜必定为白色圆盘形。当 F_1 的植株进行自交，即 $WwDd \times WwDd$，得到的 F_2 中，有 9/16白色圆盘状、3/16 白色球状、3/16 黄色圆盘状、1/16黄色球状 4 种表型，可以推知其基因型分别为：$W\_D\_$（空白处表示可能为 W 或 w，D 或 d），W_dd（空白处表示可能为 W 或 w），$wwD\_$（空白处表示可能为 D 或 d）以及 $wwdd$。孟德尔定律告诉我们，凡隐性基因纯合时方可表现隐性性状，所以“dd”必定为球状，“ww”必定表现出黄色果实。

20.2.2 人类简单的孟德尔式遗传

豌豆、南瓜及许多其他真核生物的遗传学研究都比人类的要容易。人类一个世代平均约为 20 年，而且，在人类中建立像孟德尔遗传系谱那样完备的系统的可能性为零（至少，伦理学上是无法接受的）。

遗传学家用分析系谱的方法来研究人类简单的孟德尔式遗传。这种方法称为系谱分析（pedigree analysis）法，系谱图中常用符号如图 20.3。

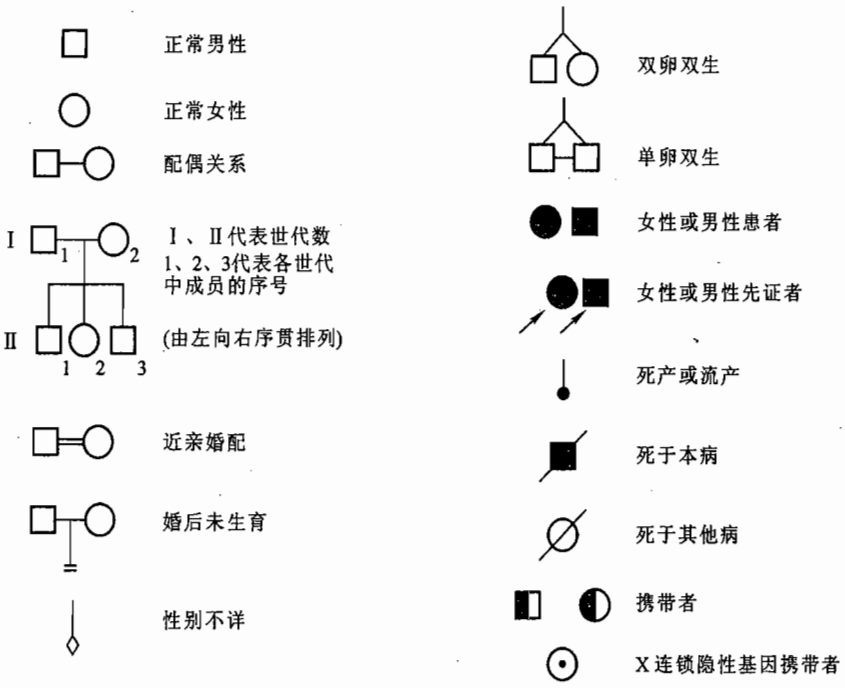


图 20.3 系谱图中常用符号

图 20.3 中“先证者”(proband)是指医生确诊了的第一个患者,亦即病员系谱中疾病最先证实者。“携带者”(carrier)即杂合体,如杂合体“*Aa*”在医学遗传学中称隐性 *a* 基因的携带者。

下列几种人类遗传特征是遵循单基因的常染色体的孟德尔方式遗传的。诸如前额发际呈 V 字形为显性,平直发际为隐性;手指背面有长毛对手指无毛为显性;面部有雀斑者为显性;无雀斑者为隐性;游离耳珠(有耳垂)为显性,附着耳珠(无耳垂)为隐性(图 20.4)等。

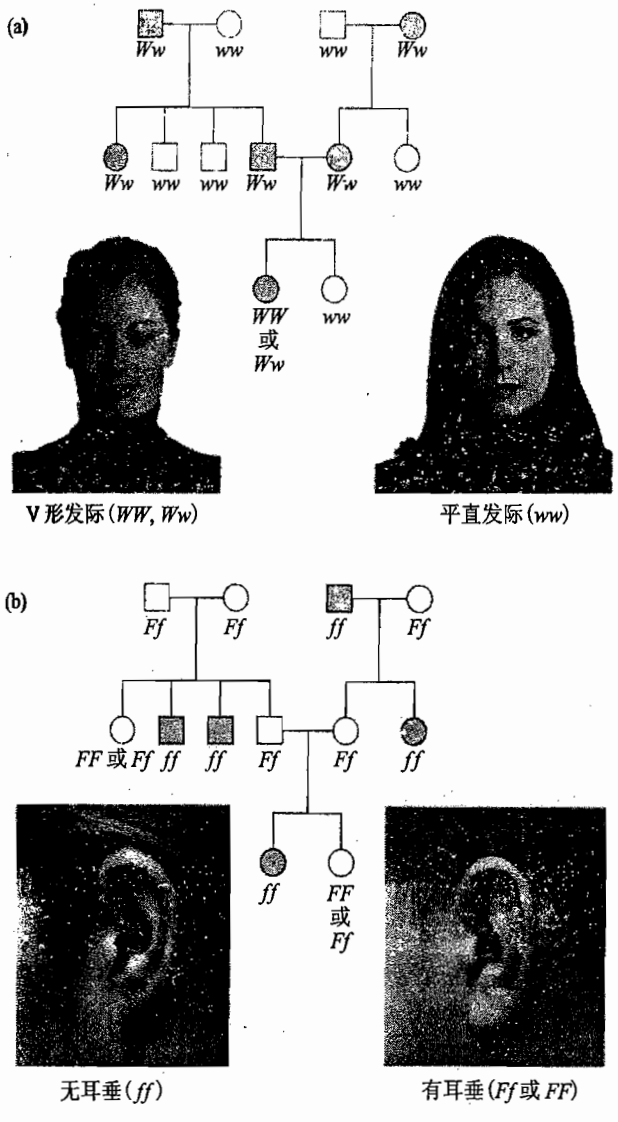


图 20.4 人类常染色体单基因遗传 (a) V 形发际显性基因 *W* 的遗传(系谱图中显示连续 3 代均有 V 形发际个体出现 *W* 基因传递线没有中断,且与性别无关。(b) 无耳垂隐性基因 *f* 的遗传(左侧家庭中,无耳垂的表型有隔代传递现象,与性别无关)(引自 Campbell 等,2002)

20.2.3 孟德尔学说的核心——颗粒遗传理论

孟德尔在遗传学上最大贡献在于他的颗粒遗传(particulate inheritance)理论。在孟德尔定律发现以前,融合遗传(blending inheritance)的观点在欧洲相当流行。当时人们普遍认为,子女与双亲的相似性是双亲血液混合的结果,如同一杯黑墨水加一杯自来水,两者一旦混合便永远分不开。融合遗传实质上是一种取消遗传,否定遗传因子(基因)的观点。与融合遗传相对立的观点是颗粒遗传理论。孟德尔是第一个用豌豆杂交试验来证明遗传的颗粒性的遗传学家,遗传的第一、二定律的理论精髓即是颗粒遗传的思想。孟德尔定律指出,具有一对性状差异的亲本杂交后,隐性性状在杂交子一代中并不消失,在子二代中按特定比率重新分离出来,基因在杂合状态互不混淆,*A* 与 *a* 同处一体保持它各自的独立性、纯洁性,虽然 *a* 基因的表型效应被 *A* 所掩盖,但不会使 *a* 基因改变其原有的本质。颗粒遗传的理论认为,每一个基因是一个相对独立的功能单位;在有性生殖的二倍体生物中,控制成对性状的基因是成对的,形成配子时,只有成对的等位基因才会相互分离。现代遗传学的发展,深化了人们对基因的颗粒性的理解。分子遗传学和遗传工程学的兴起,从根本上证实了基因的颗粒性。

20.3 孟德尔定律的扩展简介

20.3.1 不完全显性的中间表型

当开红花的金鱼草与开白花的金鱼草进行杂交时,所有 F_1 植株都开粉红色花,红色 *W* 和白色 *w* 等位基因对 F_1 杂合体 *Ww* 金鱼草的花色形成都有影响,使其表现正好是双亲的中间型。这似乎违背了孟德尔原理。事实却不然,当 F_1 自交,F_2 中出现了 1 红:2粉:1 白的表型比率,这类情况是由于粉色的 F_1 杂合子 *Ww* 中基因 *W* 与 *w* 分离,*W* 对 *w* 的不完全显性(incomplete dominance)造成,最终使孟德尔 3:1 比率被修饰为 1:2:1。在这种遗传模式中,由于杂合子的表型不同于其纯合亲本的两种表型,基因型与表型之比都是 1:2:1。

人类中与疾病有关的基因也有不完全显性的性质。已知隐性基因 *h* 造成高胆固醇血症(一种血液中胆固醇含量过高的病症)。正常人的基因型为 *HH*,杂

合子 *Hh*(每 500 人中有一个这种基因型的患者)其血液中胆固醇含量为正常人的两倍,他(她)们极易患动脉硬化或是由于血管中胆固醇的积累而造成血管壁堵塞,而在 30 岁左右就容易患心脏病。隐性纯合子 *hh*(每 100 万人中有一个患者)血液中的胆固醇达到正常人的 5 倍,在 2 岁时就可能患上心脏病。

20.3.2 复等位基因的遗传

到目前为止,我们只讨论了包含两个等位基因的遗传,但是一个基因有 2 种以上的等位形式,如 A,a,a_1,a_2…,多种等位形式只存在于群体中,但就每一个二倍体的细胞而言,最多只能拥有其中的任何两个,而且分离的规律也都与一对等位基因相同。这一类等位基因系列称为复等位基因(multiple alleles)。

人的 ABO 血型就是 I^A,I^B,i 3 个复等位基因决定着红细胞表面抗原的特异性的,但任何一个个体不会同时具有这 3 个等位基因,而是只有其中任意两个而表现出一种特定的血型。ABO 血型系统的 4 种表型及其可能的基因型如下:

血型表型	基因型
O	ii
A	I^AI^A 或 I^Ai
B	I^BI^B 或 I^Bi
AB	I^AI^B

其中,I^A 基因、I^B 基因分别对 i 基因为显性,I^A 与 I^B 为共显性(codominance),当它们同时存在杂合体(I^AI^B)中时,其红细胞表面同时存在 A、B 抗原使其表型为 AB 血型。根据 ABO 血型遗传规律,可用来作为亲子鉴定的一种依据。这种证据只能说明某男子不是某个孩子的生物学父亲,不能肯定这个人就是这个孩子的生物学父亲。比如说:一个小孩是 AB 型血(基因型为 I^AI^B),而一个男子是 O 型血(基因型 ii),那么这个男人决不可能是这个孩子的生物学父亲。如果这个男人是 B 型血(基因型为 I^BI^B 或 I^Bi),则他有可能是该小孩的生物学父亲。但仅仅依靠鉴定血型还不能判定他一定是该小孩的亲生父亲。

20.3.3 单个基因影响多种表型

单一基因的多种表型效应称为基因的多效性(pleiotropism)。基因多效现象极为普遍,几乎所有的基因无不如此。因为生物体的发育中各种生理生化过程都是相互联系、相互制约的。基因通过生理生化过程而影响性状的表现,因此,基因的作用也必然是相互联系和相互制约的。

有一种鸡的羽毛是反卷的称翻毛鸡,其基因型是 *FF* 或(*Ff*),正常羽(非翻毛)的基因型为 *ff*,可见两者只有一对基因的差异。

正常与翻毛鸡在许多性状上有差异:首先翻毛鸡的羽毛保持体温的能力不如正常鸡的羽毛,翻毛鸡的身体热量散失较多,其体温比正常鸡低,继而会促进代谢作用来补偿消耗,可以使心跳加快,心脏慢慢扩大,其形状也发生改变;与血液有重要关系的脾脏也因之慢慢扩大。由于代谢作用增强,进食量加大,因而使消化器官、消化腺和排泄器官等相关的器官都发生了变化。最终导致生殖能力降低。所有这些异常的表型效应都可归咎于隐性基因 f 的多效性。

20.4 多基因决定的数量性状

孟德尔研究过的豌豆的某些遗传特征是一些十分典型的,由一对或两对等位基因决定的质量性状(qualitative trait)。然而,生物体的很多性状,诸如人类皮肤的颜色、身高、体重等性状;农作物的植株高度、产量;奶牛的产奶量;羊的产毛量、毛长度等性状是一类呈连续变异的数量性状(quantitative character 或 quantitative trait)。决定这种数量性状的基因常常不是一对而是许多对基因;而每一对基因只有较微小的表型效应,称为微效基因(minor gene),数量性状是很多对微效基因的效应累加的结果,因此这类遗传现象又称为多基因遗传(polygenic inheritance)。假设有 3 对基因在人类皮肤色素形成过程中造成由黑色素到白色的连续变异,显性基因 A,B,C 都对皮肤的颜色有影响,显性基因的作用对肤色有增色效应,其隐性等位基因 a,b,c 无增效作用,基因型为 *AABBCC* 的人皮肤为深黑色,而基因型为 *aabbcc* 者,其肤色为白色,基因型为 *AaBbCc* 的人,将有相对浅的中间类型的肤色,因为这些显性基因之间的作用是彼此累加的。因此,具有 3 个显性基因的个体的基因型为 *AaBbCc*、*AABbcc*、*AabbCC* 等与含有任何 3 个显性基因的效应是相同的。可见肤色深或浅或白色,只与显性基因的数目有关,与显性基因的种类无关。

图 20.5 显示了两个具有 3 个显性基因的杂合子个体的婚配:*AaBbCc*×*AaBbCc* 其后代个体中所能具有

的全部基因型及其表型分布。图中黑色圆表示大写基因(显性);白色圆表示小写基因(隐性)。7 个长方形,从右至左显示了子代群体中可能的,由深黑色皮肤到浅黑色直到白色的 7 种皮肤颜色的表型及其比率 1:6:15:20:15:6:1。亦即 7 种黑色素水平出现的频率。柱形图显示了子代群体中各种表型具有正态分布的特征即:具中间类型肤色的个体数量最多,极端类型(深黑色或白色)的个体数目最少。

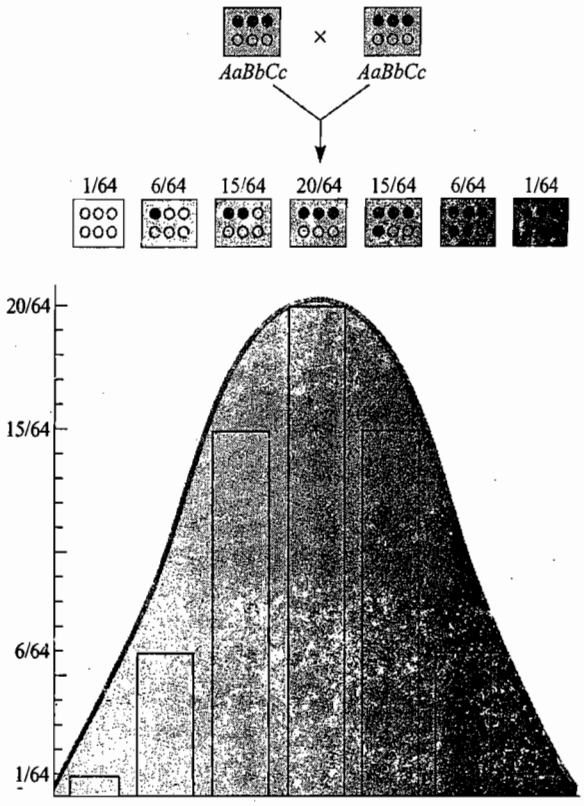


图 20.5 肤色的多基因遗传(引自 Campbell 等,2002)

环境的作用在数量性状的传递过程中特别明显。如果我们考察一个真实人群中的肤色表型,我们会发现肤色的变化范围可能比图 20.5 中所示的要宽,也许比 7 种类型更多。事实上,无论我们怎样仔细地鉴别决定肤色的基因,单纯的遗传学的描述永远是不完全的。这是因为环境因素对数量性状的表型有重要的影响,比如阳光的强烈照射,温度的影响等。人类的多种性状的表型表现是由遗传与环境共同作用的结果。例如,人类眼睛的颜色,似乎完全由遗传决定;而在人类的身高性状的表现中环境因素的影响很大,据研究可能占 50%。换言之,在人类身高性状的表现中,由遗传所决定的比率约占$\frac{1}{2}$,环境因素如健康状况和营养条件在人的青春成长期影响很大。有些特征,如对音乐的爱好、指甲的长短、发达的胸大肌等与遗传无关而完全是环境的作用。

20.5 遗传的染色体学说

20.5.1 萨顿和博韦里的假说

就在孟德尔的工作被忽视的年代里,细胞学的研究取得一系列重要成果。19 世纪 70 年代,W. Flemming 等人开始用苏木精对显微切片进行染色,清楚地看到了分裂中细胞的染色体。Flemming 在动物细胞方面,E. Strasburger 在植物方面,精确地描述了细胞的有丝分裂过程。他们看到,在每一个物种的细胞中,染色体的数目和形态是恒定的。有丝分裂时,每一条染色体纵裂为二,并被均等地分配到 2 个子细胞中,而细胞质中的物质则是被随机地分配到 2 个子细胞中的。他们提供的大量证据表明,在细胞的世代之间,细胞核保持着物质的连续性。在 1875 年到 1876 年,O. Hertwig 发现了受精作用。1883 年,P. J. van Beneden 发现马蛔虫(*Ascaris bivalens*)的体细胞中有 4 条染色体,而它的配子仅有 2 条染色体,受精后,又形成具有 4 条染色体的合子。魏斯曼(A. Weismann,1834—1934)预言式地指出,在配子形成之前,一定会发生一次减数分裂。1890 年,Hertwig 发现并描述了减数分裂。这些工作证明,在个体的世代之间,细胞中的核也同样保持着物质的连续性。在 19 世纪 80 年代,魏斯曼、Strasburger、Hertwig 等、几乎同时并独立地提出细胞核内有控制遗传的因子。1900 年孟德尔的工作被重新发现后,萨顿(W. S. Sutton)和博韦里(T. Boveri)率先将有性生殖过程中染色体的行为和基因传递的规律联系起来,催生了遗传的染色体学说的形成。

萨顿和博韦里提出,孟德尔的遗传因子(基因)与性细胞在减数分裂过程中的染色体行为有着平行的关系,染色体是基因的载体。现以图 20.6 简要说明 20 世纪初引起广泛注意的遗传染色体学说的基本内容。图中所显示的是豌豆 7 对染色体中的两对染色体上的两对等位基因:决定种子形状的 R 和 r,决定种子(子叶)颜色的等位基因 Y 和 y;F_1 的基因型为 $RrYy$(表型为圆黄)。图中还显示了当 F_1 自交时在减数分裂中的中期 I、后期 I 和中期 II,及其以后的时期中染色体的行为与其所携带的基因的平行关系。

为理解分离定律的染色体基础,让我们跟踪图中

的一对大而长的染色体(带有 R 和 r)的行为。在中期 I,染色体有序排列在赤道板上。后期 I,同源染色体彼此分开,等位基因 R,r 分离。在减数分裂 II,一条单个的长染色体分配在每个配子中。由于受精的随机性,带 R 或 r 基因的雌雄配子随机结合,使得 F_2 出现了 3:1(或是 12:4)圆:皱的表型比率。

为了解自由组合定律的染色体基础,我们跟踪图中的一长一短两对染色体的行为(分别携带着 R,r 及 Y, y 基因)。对于这两对非同源染色体,在进入后期 I 时,每对同源染色体分开,但每条染色体的着丝粒未分开,非同源染色体进行自由组合,所以在中期 II 可见仍保持着具两条染色单体的一长一短的、带有 RY 或 ry 或 rY 或 Ry 的基因组成的染色体。在后期 II,由于每个着丝粒一分为二,每条染色体的两条单体分开。此后所形成的配子具有 4 种基因型(RY, ry, rY, Ry)。在 F_2 中,受精的随机性决定了表型的 9:3:3:1 比率。

图 20.6 下方只显示了两对非同源染色体在配子中可能产生的组合,而事实上,这种来源于配子的多样性是由于同源染色体在减数分裂 I 时赤道板的排列不同引起的。任何一个物种,其在减数分裂中可以产生的不同组合数目为 2^n(n 为单倍体细胞中的染色体数)。所以,$n=2$ 时,有 4 种染色体的组合。人类的 $n=23$,2^{23} 即接近 800 万种染色体的组合,这就意味着,一个人可以产生 800 万种不同的有功能和全部单倍染色体的配子。一个女人产生具有 800 万种可能的染色体组合的卵子,与一个同样具有 800 万种可能的染色体组合的精子受精,所形成的二倍体合子就可能有 64×10^6 种染色体的可能组合!所以受精的随机性使得通过有性生殖所产生的后代的遗传多样性大大增多,这些巨大的数字显示了人与人之间可形成如此巨大差异的原因之一。

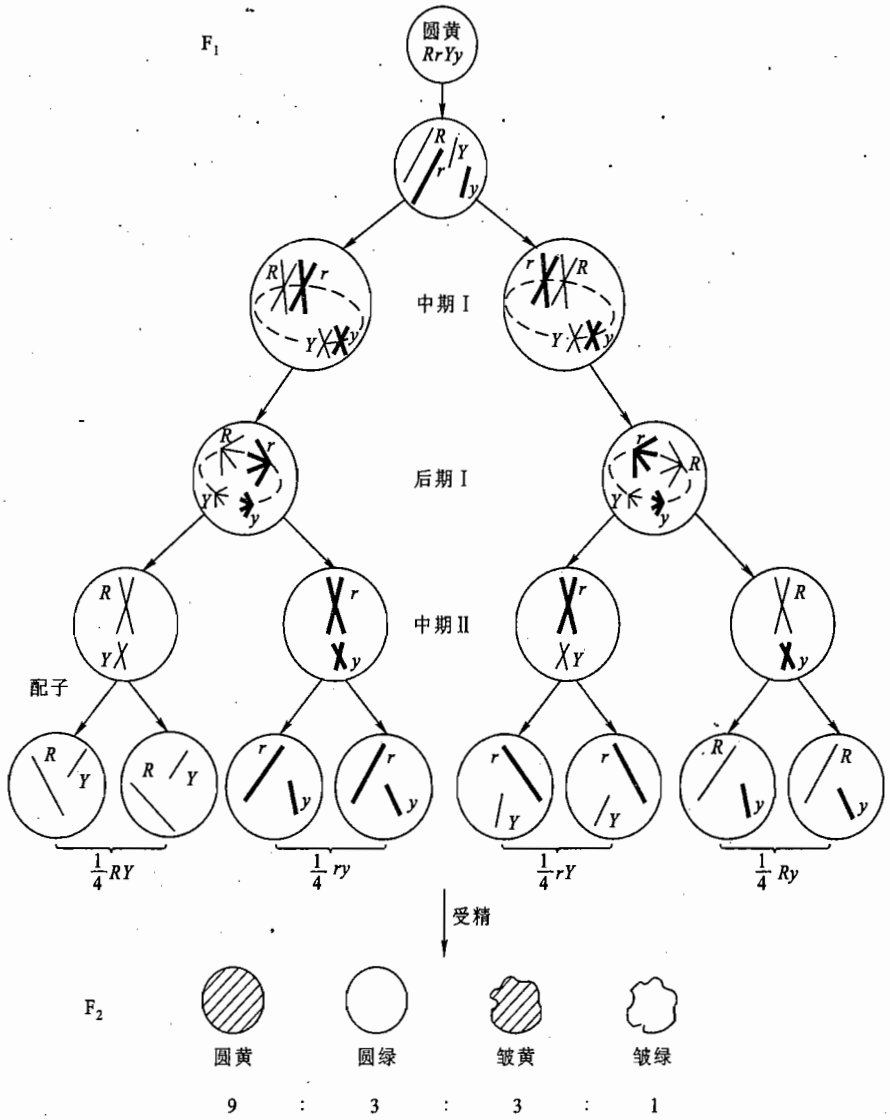


图 20.6 遗传的染色体学说示意图(改绘自 Campbell 等,1997)

按照上述假说，孟德尔分离定律和自由组合定律的实质是：由于同源染色体的分离才能实现其所携带的等位基因的分离，因而导致性状的分离；决定不同性状的两对非等位基因分别处在两对非同源染色体上，由于同源染色体的分离、非同源染色体的独立分配，导致了基因的自由组合。

当时，该假说引起了广泛重视，但必须进一步将某一特定基因与特定染色体联系在一起，并证明基因的行为与染色体在细胞分裂中行为的平行关系实质为基因与染色体的从属关系。首先解决这一问题的是美国实验胚胎学家托马斯·亨特·摩尔根（Thomas Hunt Morgan，1866—1945）在黑腹果蝇（*Drosophila melanogaster*）伴性遗传方面的发现及其基因理论。

20.5.2 性染色体和性别决定

很多物种，包括果蝇和人类，是由一对性染色体（sex chromosome，一般用 X 和 Y 来代表）来决定性别的。两性生物中，理论上雌性和雄性之比为 1∶1，这是一个典型的孟德尔比率。因此，性别如同其他表型一样，也是受遗传控制的。

人类、全部哺乳类以及某些两栖类和某些鱼类等生物体的性别是属于 XY 性染色体系统的。

人类的 X 和 Y 染色体的大小不同。具有 XY 染色体的是男性，具有 XX 染色体的是女性。人类男性和女性均有 44 条常染色体（autosome，A），减数分裂之后，每个配子具有一套单倍体数目的常染色体（22 条常染色体）和 1 条性染色体。卵子的性染色体都是 X，而在精子中，一半的性染色体是 Y，另一半的性染色体是 X。子代的性别由参加受精的精子所携带的性染色体决定。在 1990 年，一个英国研究小组发现 Y 染色体短臂上的 *SRY*（sex-determining region of the Y）基因在男性睾丸形成过程中起关键作用，失去这个基因，个体将发育出卵巢而不是睾丸。

XY 性别决定系统只是几种性别决定机制中的一种。而蝗虫、蟋蟀、蟑螂等昆虫属于 XO 性别决定系统，O 代表缺少一条性染色体，雌性具有两条 X 染色体（XX），而雄性只有一条 X 染色体，其性染色体组成为 XO。雄性产生两种配子：具有 1 条 X，或是没有性染色体，精子在受精的过程中决定子代的性别。

与 XY 和 XO 性别决定机制不同，在蝴蝶、鸟类和鱼中，卵子性染色体组成决定子代性别。在这些动物中，性染色体是 Z 和 W，雄性的性染色体组成为 ZZ，雌性为 ZW，性别由受精时卵子带有的性染色体是 Z 还是 W 决定。

一些物种，如在蚂蚁和蜜蜂中，性别决定于染色体的数目，而不是性染色体，雌性由受精的卵子发育而来，因而是二倍体；雄性，由未受精的卵子发育而来，是单倍体。

大多数动物是雌雄异体的，即雌性个体和雄性个体彼此独立。很多植物也是雌雄异体，有雄株和雌株之分，一些植物如棕榈、菠菜，具有 XY 性别决定系统；而另一些植物如草莓，具有 ZW 性别决定系统。

但是，并非所有种类都是两性分离的。绝大多数植物和少部分低等动物的个体可以既产生精子又产生卵子。这样的植物（如玉米）称为雌雄同株，这样的动物（如蚯蚓）称为雌雄同体。雌雄同株的植物和雌雄同体的动物的所有个体都具有相同的染色体。

20.5.3 黑腹果蝇的伴性遗传

1. 摩尔根选择果蝇作为遗传学的模式生物

摩尔根（图 20.7）出生在美国肯塔基州的列克星敦的一个名门望族家庭。当年，正是孟德尔定律诞生的年份，也是孟德尔关于豌豆杂交试验的论文发表的年份。他从小酷爱大自然，喜欢采集动植物标本和收集化石。1880 年他在肯塔基州立学院学习，1886 年获动物学学士学位。一年之后，他转入约翰霍普金斯大学从事形态学和胚胎学研究，于 1890 年获得哲学博士学位。1891—1928 年，摩尔根先后从事过教学和动物园工作，任实验动物学教授，系主任和生物实验研究所所长等职。

图 20.7 摩尔根在哥伦比亚大学的果蝇室

摩尔根在他半个多世纪的学术生涯中，进行了形态学、实验胚胎学、细胞学、生理学和遗传学等的研究工作，由于他具有坚实的理论基础和良好的实验训练，加之他渊博的学识和对科学的热忱，使他取得了许多重要成果。他和他的学生们发现了基因的连锁与交换，证明了基因在染色体上呈直线排列，为现代遗传学奠定了细胞遗传学的基础。由于他在染色体遗传理论上的杰出发现，摩尔根于1933年成为世界上第一位获得遗传学方面的诺贝尔生理学或医学奖的科学家。作为细胞遗传学的奠基人，摩尔根一生为我们留下了以《基因论》为代表的21本专著和370篇论文，以及他孜孜不倦、坚韧不拔的科学精神。

1908年摩尔根发现黑腹果蝇（俗称果蝇）是一种十分理想的遗传学研究的模式生物。

这种双翅目昆虫体小（3～4 mm），饲养简便、经济，凡能发酵的食料都能成为它的良好培养基。在夏季它们大量出现于水果摊上，故名果蝇。野生的果蝇有一对深红的复眼，灰褐色身体，一对长翅膀，全身具有直立的刚毛。它的繁殖力强，每只雌蝇平均每天可产20个卵，最高可产80个卵；生活周期短，恒温25℃一个世代平均约10天。其染色体数目只有4对（$2n=8$），而且形态特点十分明显：两对大的中着丝粒染色体（第2、3染色体），一对很小的点状染色体（第4染色体）和一对具端着丝粒的性染色体（第1染色体，其中Y染色体为j字形）；突变种类多，为遗传分析带来了极丰富的资源。

2. 性连锁基因的特殊遗传方式

性染色体上除了携带有性别决定基因外，还带有决定其他遗传特征的基因。定位在性染色体上的基因称为性连锁基因（sex-linked gene）。现在已知的性连锁基因绝大多数位于X染色体或Z染色体上，极少量的基因由Y或W染色体携带。

1909年，摩尔根从黑腹果蝇野生型的（红眼，灰体，长翅，直刚毛）原种培养瓶中发现了一只白眼的雄果蝇，这只例外的白眼雄蝇引起了他的特别重视，用它做了一系列精巧设计的实验，终于发现了伴性遗传（sex-linked inheritance），又称X连锁遗传。

他首先将这只白眼雄蝇与野生型的红眼雌蝇交配，其F_1无论雌、雄都是红眼。可见，红眼对白眼为显性，F_1的红眼雌蝇与红眼雄蝇的杂交产生的F_2中，红眼：白眼=3∶1；雌性∶雄性=1∶1，但是，白眼性状只限于雄蝇！所有的雌蝇都为红眼！这种结果显然不是简单的孟德尔分离定律所能解释的。

他进行回交实验：将最初发现的那只例外的白眼雄蝇与上述实验中的F_1雌蝇交配，结果得到了典型的孟德尔测交比率：1/4红眼（雌）∶1/4红眼（雄）∶1/4白眼（雌）∶1/4白眼（雄），其中红眼∶白眼=1∶1；且雌性∶雄性=1∶1，此结果不仅证明了F_1中的“红眼雌蝇”是杂合体，而且证明了原初发现的那只例外的白眼雄蝇是一个携带隐性白眼基因的纯合体。

他将上述测交实验所得到的白眼雌蝇与取自另一原种瓶中的纯合的红眼雄蝇交配。杂交结果意外地发现其F_1的雌蝇都为红眼，雄蝇全为白眼。有趣的是，子一代女儿的性状（红眼）像其父亲，儿子的性状（白眼）像其母亲。这无疑是一种新的遗传现象，称为交叉遗传（criss-cross inheritance）。

可遗传的性状（如白眼）伴随着性别的不同而有所差别，这是当时遗传学家遇到的新问题。摩尔根对其实验结果的成功解释，主要是以性染色体决定性别的研究成果为依据。

摩尔根认为：控制白眼性状的隐性基因（w）由X染色体所携带，雌性果蝇有两条X染色体。而雄性果蝇只有一条X染色体和一条Y染色体，Y染色体上不带有白眼基因的等位基因，“w^+”为红眼基因；“w”为隐性白眼基因。这对等位基因是由X染色体遗传的。

现以图20.8、图20.9中的杂交图式说明其遗传原理。

像果蝇白眼性状这样凡属由性染色体所携带的基因在遗传时与性别相联系的遗传方式即为伴性遗传。伴性遗传规律的发现是遗传学研究中的一项重大突破，它使人们对染色体从亲代到子代之间的传递有了更深入的了解。摩尔根在黑腹果蝇的白眼遗传分析中第一次将一个特定的白眼基因（w）和一条特定的染色体（X染色体）联系起来，为遗传的染色体学说提供了第一个实验证据。

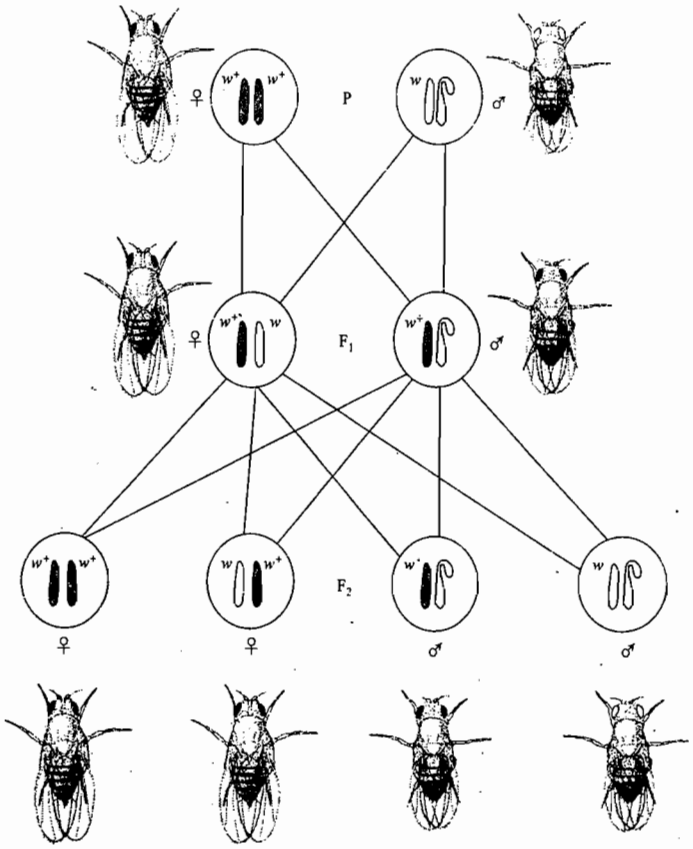


图 20.8 果蝇白眼的伴性遗传分析

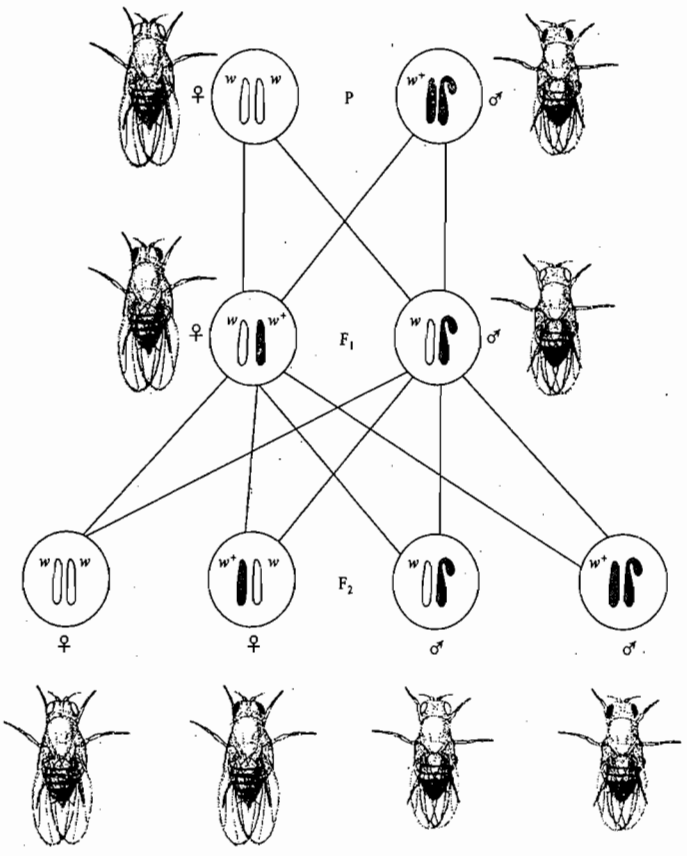


图 20.9 果蝇的交叉遗传分析

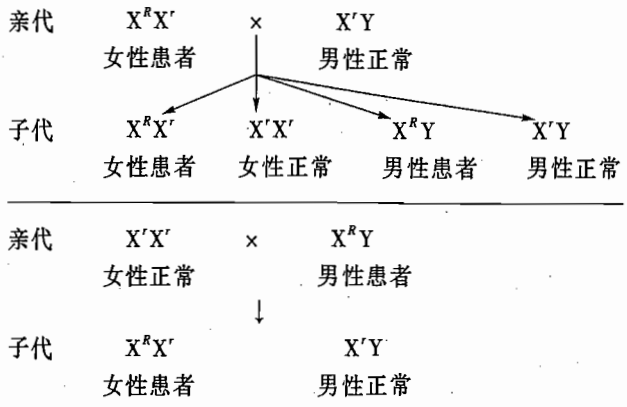
20.5.4 人类的性连锁遗传

很多人类遗传疾病，比如红绿色盲、血友病、葡萄糖-6-磷酸脱氢酶缺乏症等都是由于性连锁隐性基因造成的，其遗传规律与果蝇白眼伴性遗传相同，在发病的人群中，男性会明显多于女性。这类遗传方式统称为 X 连锁隐性遗传（X-linked recessive inheritance，XR）。

常见的 X 连锁隐性遗传病——色盲（color blindness），是人类遗传学研究得最早的一个性状。患者的色觉不能辨别红色和绿色。色盲的遗传无疑与果蝇白眼的遗传相同，因为隐性的色盲基因 c 由 X 染色体所携带，Y 染色体上没有它的等位基因。作为半合子（half-zygous）的男性个体的 X 染色体上如果带有色盲基因（X^cY），表型一定为色盲。而女性色盲患者的基因型则为 X^cX^c 的纯合体。由伴性遗传规律可知，如果一个色盲的女子与一个正常色觉的男性婚配，则他们的全部儿子都像他们的母亲一样表现色盲，而所有女儿都会像其父亲一样表型正常。

决定一些遗传性状或遗传病的显性基因在 X 染色体上的遗传方式称为 X 连锁显性遗传（X-linked dominant inheritance，XD）。由于女性与男性的性染色体组成不同，这类性状的遗传规律在群体中往往表现出女性该性状或遗传病的频率高于男性，而且女性多为杂合子发病。

例如抗维生素 D 佝偻病（vitamin D resistant rickets）。患者（X^RX^R，X^RX^r，X^RY）由于 X 染色体上显性基因（R）的作用使肾小管对磷的重吸收发生障碍，血磷下降，尿磷增高，肠对磷、钙的吸收不良，身材矮小，下肢进行性弯曲，呈膝内翻或外翻。在人类群体中，XD 遗传时女性患者比男性患者多一倍以上。



由于 Y 染色体由男性个体特有，那么存在于 Y 染色体与 X 染色体的差别区段上的基因所决定的性状，将随 Y 染色体的行为而传递。它们仅仅由父亲传给儿子，不传给女儿，表现为所谓限雄遗传（holandric inheritance）现象，或称 Y 连锁遗传（Y-linked inheritance）。

一种罕见的毛耳缘（hairy ear rims）性状只限于男性。其特殊的表型是外耳道生有许多黑色硬毛，长约 2～3 cm，常伸出于耳孔之外，成丛生长（图 20.10）。男性青春期后即可出现。值得一提的是，伴 Y 遗传的毛耳缘性状在印第安人群中较为常见，而其他地区的人群中极其罕见。

图 20.10 毛耳缘 示一位印第安男人的左耳（引自 Griffiths，2000）

图 20.11 显示了 Y 连锁遗传的特点。从系谱中可以看出，连续 3 代中所有男性均有此性状，所有女性均无。

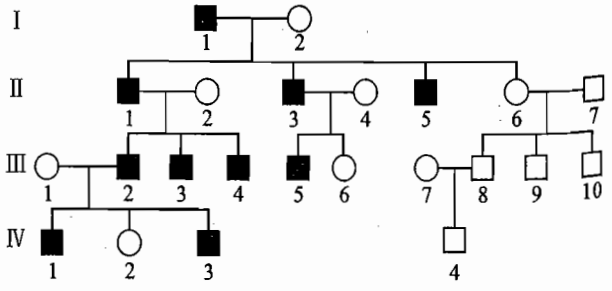


图 20.11 Y 连锁遗传系谱

20.6 遗传的第三定律——连锁交换定律

20.6.1 摩尔根与遗传的第三定律

摩尔根和他的学生们用果蝇进行了大量的杂交试验,最终他提出了连锁交换定律,被后人誉为遗传的第三定律。

在黑腹果蝇中,灰体(*B*)对黑体(*black*, *b*)是显性,长翅(*Vg*)对残翅(*vestigial*, *vg*)为显性,他用灰体长翅(*BBVgVg*)和黑体残翅(*bbvgvg*)的果蝇杂交,F_1 都是灰体长翅(*BbVgvg*)。用 F_1 的杂合体雄蝇和雌蝇分别进行下列两种方式的测交,所得到的结果却完全不同:

(1) 取 F_1 雄蝇和黑体残翅的雌蝇测交。按两对基因的自由组合定律来预测,应产生灰体长翅(*BbVgvg*)、灰体残翅(*Bbvgvg*)、黑体长翅(*bbVgvg*)、黑体残翅(*bbvgvg*)4 种表型的后代,比率应该为 1∶1∶1∶1。可是实验的结果并非如此,而是只有数目相同的灰体长翅(*BbVgvg*)和黑体残翅(*bbvgvg*)两种类型。

(2) 如果用 F_1 雌蝇和黑体残翅的雄蝇测交,后代中却出现了灰体长翅、黑体残翅、灰体残翅、黑体长翅 4 种类型,其表型比率是 0.42∶0.42∶0.08∶0.08。

摩尔根的解释是:假定基因 *B* 和 *Vg* 同处于一条染色体上,基因 *b* 和 *vg* 位于同源染色体的另一成员上。他将这种位于同一条染色体上的基因总是倾向于联系在一起共同遗传的现象称为连锁(linkage)。对于上述第(1)种测交结果摩尔根称为完全连锁(complete linkage),如图 20.12。

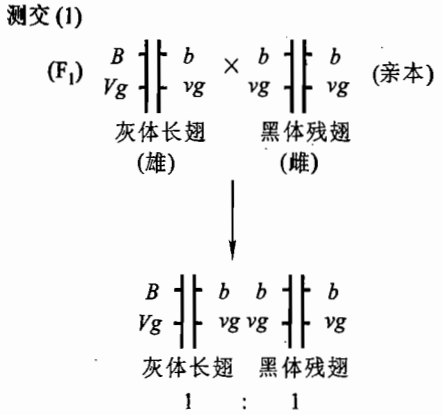


图 20.12 果蝇的完全连锁

由于 F_1 杂合雄蝇(*BbVgvg*)只产生两种类型的配子且数目相等,所以用双隐性的雌蝇测交时,后代只能有两种表型而且为 1∶1。在果蝇中雄蝇是完全连锁的,即在同一染色体上的连锁基因(如 *B*、*Vg* 基因)100%连锁在一起传递到下一代。

第(2)种方式的测交,后代出现数目不等的 4 种表型,其中亲本的类型远远多于重组型。摩尔根称这种连锁方式为不完全连锁(incomplete linkage)(图 20.13)。重组型是由于同源染色体非姐妹染色单体上的不同对的基因之间发生交换的结果。

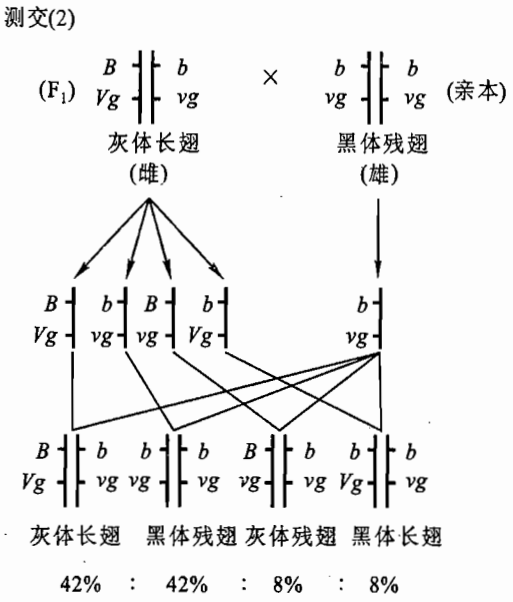


图 20.13 果蝇的不完全连锁

在本项测交实验中出现的重组类型共占 16%,该数值表示基因 *B* 和 *Vg* 之间的重组频率(recombination frequency,RF),即重组型后代的数目占后代总数的百分率。其计算公式是:

$$\text{重组率(RF)} = \frac{\text{重组型数目}}{\text{亲组型数目}+\text{重组型数目}}$$

大量的实验结果表明,连锁现象在生物界普遍存在。凡是位于同一对染色体上的基因群称为一个连锁群(linkage group)。基因的数目远远多于染色体的数目,所以,事实上,每条染色体上都有数以百、千计的基因。摩尔根等人在 1914 年已发现黑腹果蝇有 4 个连锁群。到 2000 年为止,在果蝇中已知近 13 601 个基因,分别属于这 4 个连锁群。

之前提到,减数分裂 I 的前期 I 的粗线期和双线期(图 5.12)有同源染色体的非姐妹染色单体之间发

生交换的情形(图 5.14)。通过交换,连锁的两基因 A,B 可以产生 4 种不同基因型的配子 AB,ab,Ab,aB。现以图20.14说明发生交换的最简单过程及其结果:

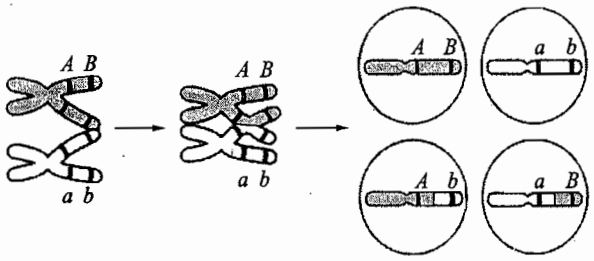


图 20.14 交换过程示意图(改绘自 Campbell 等,1997)

由上图可见,亲本配子的基因型是 AB 和 ab,这是没有发生过交换的类型,与之对应,具有 Ab 和 aB 基因型的配子,这是经过交换而重组的类型。交换使得原本应与亲本基因型相同的连锁基因发生了重组,形成了与非连锁基因的自由组合现象类似的情况。

现在,我们再回顾一下摩尔根的果蝇杂交实验,图 20.15 中果蝇灰体长翅雌蝇的不完全连锁,无疑是由于连锁基因 B,Vg(b,vg)之间发生了局部交换,以致雌蝇产生了 4 种类型但数目不等的卵细胞:其中 $\underline{B\ Vg}$,$\underline{b\ vg}$ 型数目最多,属于亲本类型;$\underline{B\ vg}$,$\underline{b\ Vg}$ 型数目很少,各占 8%,属于重组类型,通过与黑体残翅雄蝇所产生的一种类型的精子 $\underline{b\ vg}$ 的随机结合,就产生了摩尔根所观察到的测交后代中 4 种不同比率的表型。

连锁与交换这一组名词在遗传学上被沿用至今。作为与孟德尔定律中基因分离和自由组合定律而并立的,具相当重要意义的,由摩尔根证明并完善的遗传学第三定律——连锁交换定律,其基本内容可以归纳为:处在同一染色体上的两对或两对以上的基因遗传时,联合在一起共同出现在后代中的频率大于重新组合的频率,重组类型的产生是由于配子形成过程中,同源染色体的非姐妹染色单体间发生局部交换的结果。重组频率的大小与连锁基因在染色体上的位置有关。

20.6.2 利用重组率进行基因定位

摩尔根的学生斯特蒂文特(A. H. Sturtevant)对遗传学的一个重要贡献就是应用两个连锁的基因间的重组率来确定基因在染色体上的相对位置。他假设基因在染色体上的排列是直线的,他的推理十分简单,即两个基因之间相距越远,彼此之间发生交换的可能性就越大。从上述假设出发,Sturtevant 用黑腹果蝇的重组率来确定染色体上基因之间的相对距离,这就是所谓的基因定位(gene mapping)以及绘制出表示基因在染色体上相对位置的染色体图(chromosome map)。图 20.15 代表了染色体上带有在 20.6.1 中提到的果蝇连锁基因 b(黑体)和 vg(残翅),同时还有控制复眼颜色的隐性基因 cn(朱红眼)。图中数据显示了这 3 个基因的实际重组(交换)率。计算每两个基因:b-vg 是 17%;b-cn 是 9%;vg-cn 是 9.5%。斯特蒂文特认为这些数据可以代表基因之间的相对距离。而且规定,1% 的重组率等于 1 厘摩(centi Morgan, cM),表示基因在染色体图上的图距单位。由于 b 和 cn 与 vg 和 cn 之间的重组率基本上为 b 和 vg 间交换率的一半,所以,根据基因直线排列的原理,可以判断基因 cn 一定处于基因 b 和 vg 中央。于是黑腹果蝇该条染色体上这 3 个基因的排列顺序为 b-cn-vg。其图距单位分别为 9.0 cM(b-cn 间),9.5 cM(cn-vg 间)以及 17.0 cM(b-vg 间)。

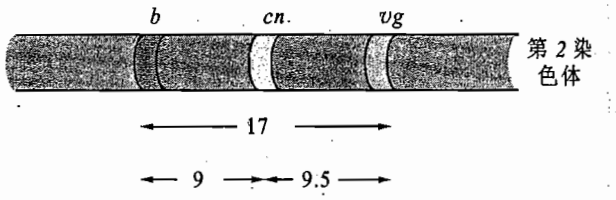


图 20.15 基因 b-cn-vg 连锁图

研究证明,Sturtevant 应用重组率来确定基因在染色体上的相对位置从而绘制染色体图(又称基因图,gene map)的方法是完全正确的。21 世纪,遗传学家们运用分子工具和 DNA 芯片技术进行着各种基因定位,虽然,不同生物体适用于不同的方法,但是,运用重组率进行基因定位乃是最为基本的方法。

20.7 细胞质遗传

先前所讲述的可遗传的性状,都是由细胞核内染色体上的基因控制的,但基因功能的表达是在细胞质中完成的,例如植物花瓣的颜色是由核基因所决定的,而花瓣的色素是在细胞质中合成的。不仅如此,以后的研究还发现,在细胞质中具有许多自主的基因,它们位于线粒体、叶绿体中。

细胞质遗传主要受细胞核以外的遗传物质控制,因而称核外遗传(extranuclear inheritance),有时也称为染色体外遗传(extrachromosomal inheritance)或细胞质遗传(cytoplasmic inheritance)。

核外基因在细胞质中随机地传递给子代，而不同于染色体的复制和分裂而均等地分配给两个子代细胞，因而核外基因的传递规律不同于孟德尔的分离定律和自由组合定律。核外基因所表达的性状在 F_1 通常只表现母方的性状，后代一般不出现一定比例的分离。根据上述特征，细胞质遗传又称非孟德尔式遗传(non-Mendelian inheritance)。

有几种高等植物有绿白斑植株，如紫茉莉(*Mirabilis jalapa*)、藏报春(*Primula sinensis*)等。1909 年 Carl Correns 最早研究了紫茉莉的细胞质遗传现象。这种植株的茎、叶有的是全绿色，有的是全白色，还有绿白嵌合(绿白斑驳型)的(图 20.16)。这种植株的各部分都能生芽开花。用不同枝条的花朵相互授粉，其结果是：正、反交后代的茎、叶的颜色完全依母本的花所在的枝条而定，与花粉(父本)来自哪一种枝条无关。如来自绿色枝条的种子长成全绿色幼苗，来自全白色枝条种子的幼苗全是白色的，唯有来自母本的绿白斑驳型枝条的种子可以产生白色、绿色和绿白斑的幼苗，它们的比例在每朵花中也不相同。用显微镜检查绿色叶片，或绿白斑叶片的绿色部分，发现细胞质中有正常的叶绿体，而白色叶片或绿白斑叶片的白色部分，则细胞质中缺乏正常的叶绿体而是一些败育的无色颗粒。就细胞质而言，雌雄配子的贡献不同。紫茉莉的胚珠中的雌配子含有细胞质，而花粉管中的雄配子很少含有细胞质，而且通常不含有包括叶绿体在内的质体(plastid)。由于有丝分裂中细胞质的分裂在数量上是随机的，所以具有全白、全绿和绿白斑的不同类型，而且比率也不定。

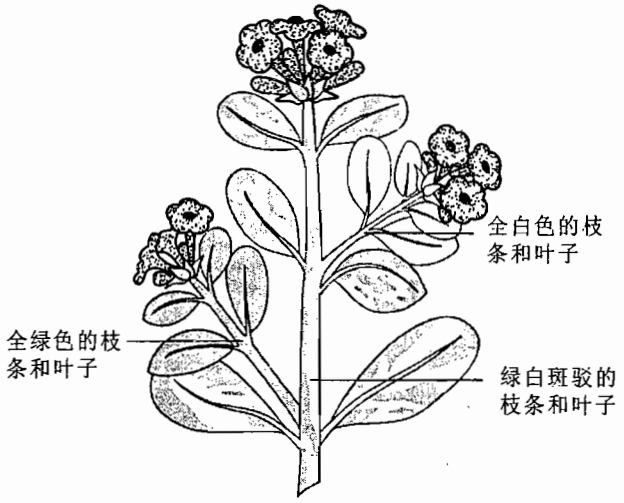


图 20.16 紫茉莉的细胞质遗传(改绘自 Griffiths 等，2000)

思考题

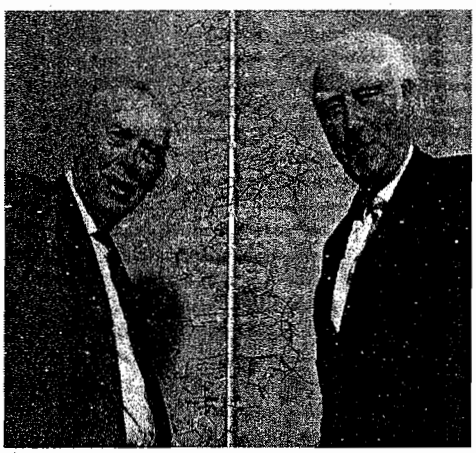
1. 你认为孟德尔成功的秘诀是什么？
2. 在番茄中，红果色(R)对黄果色(r)是显性。下列杂交 F_1 的基因型和表型及其比率如何？
   (1) $Rr \times RR$；(2) $Rr \times Rr$；(3) $rr \times RR$。
3. 一位女士的血型为 AB 型，男士的血型为 O 型，他们的亲生子女将会有怎样的血型？其基因型又怎样？
4. 在南瓜中，白色果实(W)对黄色果实(w)为显性，果实盘状(D)对球状(d)为显性。下列杂交 F_1 产生哪些基因型和表型，其比率如何？
   (1) $Wwdd \times wwDd$；(2) $WwDd \times WwDd$。
5. 在家禽中，有一对 ZW 性染色体，雄鸡为 ZZ 型，雌鸡为 ZW 型。芦花基因 B 由 Z 染色体携带，决定其羽毛为黑白相间的斑纹，称为“芦花”。bb 基因型为正常的非芦花羽毛。下列杂交 F_1 的性别与“芦花”性状表现怎样？

Z^BZ^b × Z^bW

芦花♂ 非芦花♀

21 基因的分子生物学

21.1 遗传物质是 DNA(或 RNA)的证明
21.2 DNA 复制
21.3 遗传信息流是从 DNA 到 RNA 到蛋白质
21.4 基因突变



沃森(左)和克里克(右)

1869 年,一位年轻的瑞士生物学家 Friedrich Miescher 报道了一种不能被蛋白消化酶破坏的物质,这种物质是从被丢弃的外科绷带上的脓细胞的细胞核中分离出来的。最初 Miescher 将这种物质命名为核素(nuclein),后来发现它是酸性的,重新命名为核酸(nucleic acid)。在此后的 20 年中,人们已经能够提取到不含蛋白质的核酸制品,但那时,仅仅将核酸视为细胞中的一般化学成分,没有人注意到它在生物体内有什么重要的功能。

20 世纪初期,遗传学家们证明,染色体上携带着决定性状的基因。基因是什么?人们在努力设法揭开它神秘的面纱。

在一些遗传学家中存在一种猜想:病毒就是基因的一种形式!因此认识什么是基因以及它是如何遗传的最好方法是研究病毒的性质。鉴于最简单的病毒是噬菌体,于是在 1940—1950 年间涌现出一大批科学家,他们希望通过研究噬菌体最终将会弄清楚基因是什么,它是怎样控制细胞遗传的。

1944 年,奥地利物理学家薛定谔(Erwin Schrödinger)出版了他的《生命是什么》(What is Life)一书。他写道:"……基因实在太小……从物理学的观点来看,它是无法承担如此有秩序和有规律的行为的。"书中他评述了基因的预期性质,提出了用物理学理论阐明生命本质的观点。这不仅影响并吸引了一批物理学家转到生物学研究中来,而且据沃森(James D. Watson,1928—)回忆说:"我是从他的书中第一次了解到细胞中的分子肯定是通过某种形式的编码传递遗传信息的。"从而使他对 DNA 的研究产生了浓厚的兴趣。同时,物理学家克里克(Francis H. C. Crick,1916—2004)也表示受到《生命是什么》一书的影响,进入了遗传学领域的研究。从此开拓了基因的分子生物学时代。

Griffith 和 Avery 等人的研究第一次向人们展示了 DNA 的生物学功能，确立了核酸在生命现象中的重要地位。1953 年 4 月 25 日，沃森和克里克发表在英国《自然》(Nature)杂志上的著名论文提出了 DNA 分子结构的双螺旋模型，标志着人类从此开启了分子生物学和分子遗传学的大门。

21.1 遗传物质是 DNA(或 RNA)的证明

染色体是基因的载体，而染色体是由 DNA 和蛋白质组成的。在 20 世纪上半叶，人们常常认为生物的特异性来自于基因的多样性，而这种多样性又是以蛋白质的多样性为依据的。组成蛋白质的 20 种氨基酸，其排列组合的数量十分巨大。而 DNA 只有 4 种核苷酸，DNA 分子似乎不可能有蛋白质分子那样巨大的多样性。当时人们倾向于认为基因的化学实体是蛋白质。不过，这种看法忽略了一个重要事实，即 DNA 分子中的核苷酸数量远远超过了蛋白质，蛋白质的相对分子质量数以万计，而 DNA 则数以千万计。有了这样的差别，DNA 分子中核苷酸的排列组合的数量就不会少于蛋白质。然而，要判定在 DNA 和蛋白质中，到底哪一种物质是基因的化学实体或者说是遗传物质，还有赖于精确而可靠的实验证据。

21.1.1 肺炎链球菌的转化实验

1928 年，细菌学家格里菲思(Frederick Griffith)研究了肺炎链球菌(*Streptococcus pneumoniae**，简称 *Pneumococcus*)的两个菌株，一个菌株是有毒性的，能引起人的肺炎和小鼠的败血症(septicemia)(图 21.1a)。其致病性是由它的细胞表面的一层多糖类物质所引起的，这层多糖类的胶状荚膜使它在固体培养基表面形成的菌落表面明亮光滑，称为光滑型(S)菌株。另一个菌株是无毒性的，无多糖类荚膜，菌落表面粗糙，称为粗糙型(R)菌株(图 21.1b)。格里菲思把加热杀死的 S 型细菌和活的 R 型细菌分别注入小鼠体内时，都不引起败血症(图21.1c)。用加热杀死了的 S 型细菌和少量的 R 型活细菌混合注射到同一小鼠体内，不仅许多小鼠发病死亡，而且从它们的血液中分离出了典型的、活的 S 型细菌(图21.1d)。该结果说明被杀死的 S 型细菌使活的 R 型细菌转变为 S 型细菌，而且这种由粗糙型(R)细菌转变而成的光滑型(S)特性经过一再传代仍保持其光滑特性，可见粗糙型细菌必然从死亡的光滑型细菌中获得了与表面多糖合成有关的转化因子(transforming factor)，从而改变了它的遗传特性，这一过程称为转化(transformation)。

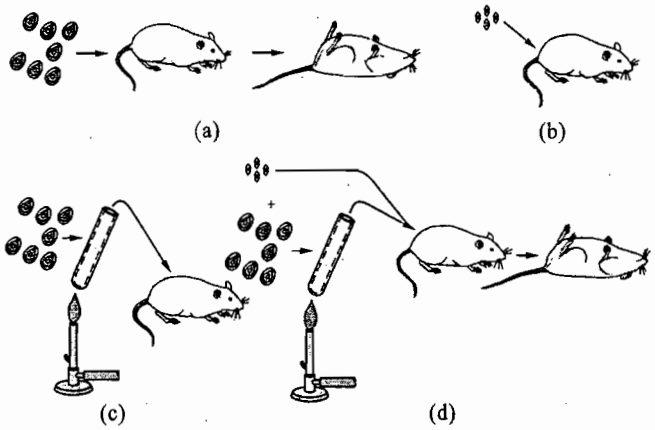


图 21.1 肺炎链球菌转化实验(改绘自 Griffiths 等，2000)

导致 R 型细菌转化为 S 型细菌的转化因素究竟是什么物质？这个问题是 1944 年由艾弗里(Oswald Avery)和他的同事们的出色研究所解决的。他们从活的 S 型细菌的抽提物中分离出 DNA、蛋白质和多糖类物质，将上述每一组分分别与活的 R 型细菌混合，悬浮在培养液中。他们发现，只有 DNA 组分能够将 R 型细菌转变为 S 型细菌。如果用 DNA 酶(DNase)处理，使 DNA 分解，便立刻失去转化活性。如果用种种破坏蛋白质的酶处理 DNA 制备物，却不影响它的转化能力。说明来自一种基因型的细菌细胞的 DNA 进入另一种不同基因型的细菌细胞，可引起稳定遗传的转化因子是 DNA，而不是蛋白质。

随后的研究发现，可转化的性状并不限于细菌细胞表面多糖的有或无，而且对青霉素的抗药性和对链霉素的抗性都是可被转化的性状。

21.1.2 赫尔希-蔡斯关于 T2噬菌体的感染实验

噬菌体(bacteriophage，简称 phage)是一类专门攻击细菌的病毒。T2 噬菌体是一种具有尾部和头部为二十面体结构的细菌病毒(图 21.2)。其尾部结构较复杂，主要有连接头的髓部(core)，它直达基板末端。

* 旧译名肺炎双球菌(*Diplococcus pneumoniae*)及其拉丁种属名至今只在美国沿用。

尾丝是一种具有弹性可弯曲的中空杆状物，杆的底部附着在细菌表面时，会因为压力的作用而使得噬菌体内的物质由髓部释放到细菌细胞内。T2 噬菌体是感染大肠杆菌的噬菌体中研究得最多的一种，在其头部大约由 60% 的蛋白质外壳(coat)和 40% 的 DNA 构成。噬菌体侵染细菌后利用细菌细胞内的物质及其合成蛋白质的各种因子和能量产生系统来增殖其自身，一旦离开宿主细胞，噬菌体便不能增殖。

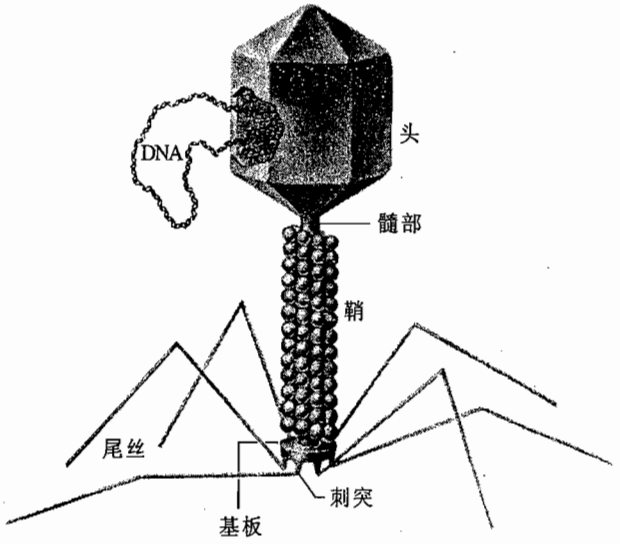


图 21.2 T2 噬菌体结构示意图

T2 噬菌体只有蛋白质组分含硫(在甲硫氨酸和半胱氨酸中含有硫)，而 DNA 组成所含的磷至少占 T2 含磷量的 99%。1952 年赫尔希(A. D. Hershey)和蔡斯(M. Chase)用不同的放射性同位素标记了 T2 噬菌体中的蛋白质和 DNA。首先，使 T2 噬菌体感染生长在含有放射性核素 ^{35}S 培养基上的 *E. coli* 宿主细胞，而 DNA 中不含这种 ^{35}S。随着噬菌体 T2 在 *E. coli* 细胞内复制的进行，放射性 ^{35}S 就进入了噬菌体的蛋白质中(包括头壳、尾和尾丝)，蛋白质专一地带上了标记物。接着，他们在培养基中加入了发磷光的放射性 ^{32}P，从 *E. coli* 细菌中释放的子代 T2 噬菌体中的 DNA 被标记上了 ^{32}P。有了被 ^{35}S 和 ^{32}P 标记的 T2 噬菌体，赫尔希和蔡斯着手他们的下一步实验：

(1) 将被放射性物质标记了的噬菌体分别对未标记的、在一般培养液中的 *E. coli* 进行侵染。

(2) 经过短时间保温，以便只给噬菌体恰好可以完成感染作用的时间，然后在组织搅碎器中搅拌，切断噬菌体外壳与被感染的细菌细胞间的连系。

(3) 进行离心，细菌在沉淀物中，上清液中只含有游离的噬菌体。

(4) 分别测定沉淀物和上清液中的核素标记。

测定结果表明：在用 ^{32}P 标记的噬菌体的实验中，几乎全部的 ^{32}P 都和细菌在一起，而在用 ^{35}S 标记的噬菌体的实验中则几乎全部 ^{35}S 都在上清液中。充分说明 T2 噬菌体的 DNA 进入了宿主细胞中，而它的蛋白质外壳则留在细菌细胞外面。

更重要的是，他们证明：噬菌体注入宿主菌细胞内的物质是 DNA，释放出来的新的子代噬菌体的蛋白质外壳的形状、大小和留在宿主菌细胞外面的外壳一模一样，也就是说，对于 T2 噬菌体来讲，决定它的蛋白质外壳的特性的物质是 DNA(图 21.3)。

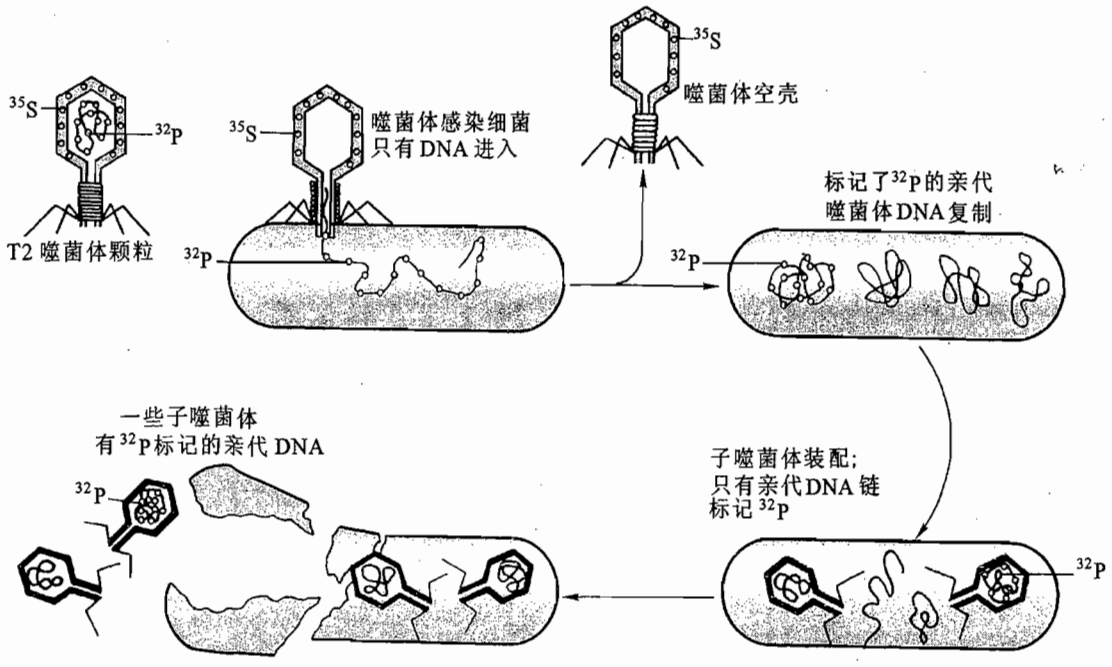


图 21.3 T2 噬菌体感染实验

此外，1956 年，Fraenkel Conrat 在烟草花叶病毒（tobacco mosaic virus，TMV）中所进行的分离与重建实验，无可辩驳地证明了 RNA 是 TMV 的遗传物质。

在沃森和克里克的 DNA 双螺旋模型（见本书 2.6.2）中，双链的碱基配对为细胞分裂中遗传物质的准确复制奠定了合理解释的基础。而碱基排列的多样性则为遗传信息的复杂性和特异性提供了依据。这就不仅化解了人们对核酸作为遗传物质的疑问，还为探索遗传物质如何复制、传递等问题提供了全新的思路，引发出一系列重大发现。

21.2 DNA复制

21.2.1 DNA复制依赖于碱基配对

生物体的生殖和遗传的一个重要属性是保证一套完整的遗传信息代代相传。为此，必须有一套完备的遗传物质复制系统。DNA 复制（replication）是遗传稳定性的保证。

DNA 复制就是 DNA 合成过程，这是在细胞周期中的 S 期进行的。沃森-克里克提出的 DNA 复制原理就是碱基互补配对原理。这个原理很简单，当我们用一张纸条挡住图 21.4 中亲代 DNA 双螺旋链中的一条链（例如图中左侧）就会明白这一点。根据碱基配对原则，由没有被挡住的那条链中的碱基可以推断出被纸条盖住的链中相应的碱基种类。

图 21.4 显示了应用模板（template）假设进行 DNA 复制的基本过程。亲代 DNA 分子的双链分开后，两条亲本链作为复制的模板，依照碱基配对原则进行 DNA 复制。

21.2.2 DNA复制是半保留式的

亲代 DNA 双螺旋被解旋酶分成为 2 条单链，每一条单链（亲本链）都可作为形成自己的互补链的模板。每条亲本链上所暴露出来的碱基各自与一个游离于细胞核中的 4 种脱氧核苷三磷酸（dTTP、dGTP、dATP 和 dCTP）按碱基互补原则配对，这样，原来 DNA 的 2 条链上都各自连上了一系列与之互补的核苷酸。随后，在配对的核苷酸之间形成磷酸二酯链，新的互补链（子链）就形成了。新链与旧链（亲本链）再形成双螺旋结构。由此可知，在 DNA 复制过程中，每条单链都能指导一条互补链合成形成两个子 DNA 双链。由于每个子 DNA 双链中的一条来自亲代（原来的）DNA，另一条是新合成的核苷酸链，因此，该复制方式称为半保留复制（semi conservative replication）（图 21.5）。

21.2.3 复制的半不连续性

在 DNA 的复制过程中，DNA 聚合酶只能使 4 种不同的脱氧核苷三磷酸（统称为 dNTP）连接在多核苷酸链游离的 3′碳原子的羟基（—OH）上，故 DNA 复制方向是按 5′→3′进行的。由于 DNA 的两条链都可作为模板而复制是从特定的复制起点（origin of replication）开始双向进行的，亦即，起点的一侧为 3′→5′方向，另一侧为 5′→3′方向，在 3′→5′模板链上，沿着3′→5′方向 DNA 可以连续地复制，其速度较快，完成复制较早称为前导链（leading strand）。以5′→3′DNA链为模板合成的 3′→5′互补链，由于不能按 3′→5′方向进行，必然要按 5′→3′方向先合成一系列较短的 DNA 片段（约 100～1 000bp）称为冈崎片段（Okazaki fragment），然后在 DNA 连接酶（DNA ligase）作用下将众多的冈崎片

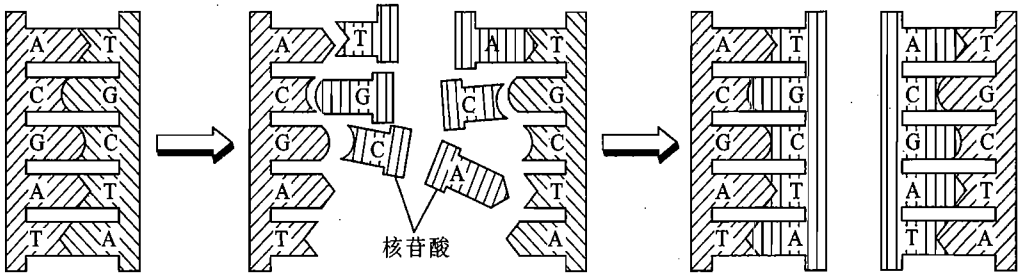


图 21.4 DNA 复制的模板模型（改绘自 Campbell 等，1997）

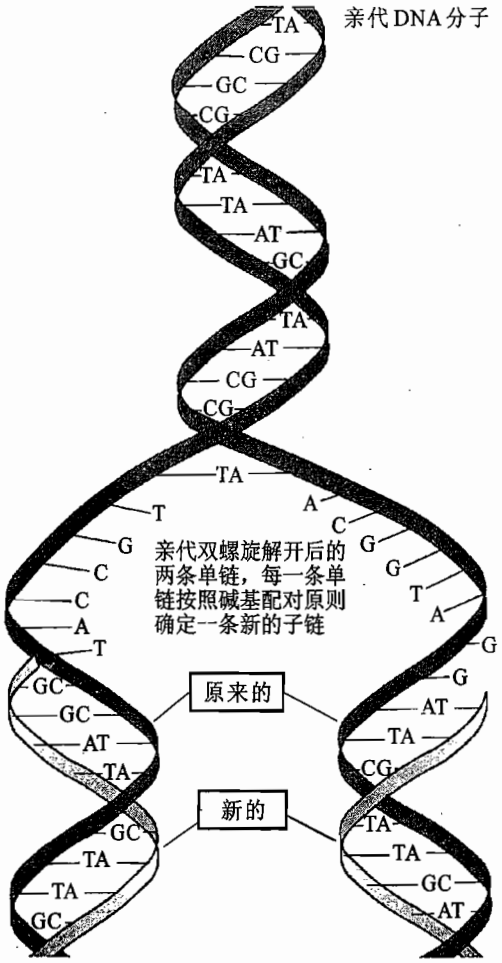


图 21.5 DNA 半保留复制

段连接成完整单链。该复制过程较为复杂，完成复制较晚，此模板链称为后随链（lagging strand）。总而言之，DNA 的复制过程是一条链为连续复制，而后随链是从 5′→3′方向以冈崎片段不连续方式合成的。因此，称为半不连续复制（semidiscontinuous replication）。

特别值得注意的是，原核生物的 DNA 复制只有一个复制起点，而且是双向进行的。由于真核生物的染色体一般比较长，DNA 复制有许多复制起点，从多个复制起点开始同时进行双向复制，形成复制泡（图 21.6），以保证复制过程在较短时间内完成。最终，所有的复制泡融合形成两条连续的子代 DNA 双链分子。

DNA 的复制保证了多细胞生物体的每个体细胞都携带相同的遗传信息，意味着遗传指令被生物体的下一代所复制。DNA 复制过程不仅快速而且精确，大肠杆菌有一条环状、双链 DNA 分子（4.64Mb），如条件合适，30 min 即可完成一个复制过程。人类约有 3 000Mb，DNA 复制一次也不超过几小时。据估计，平

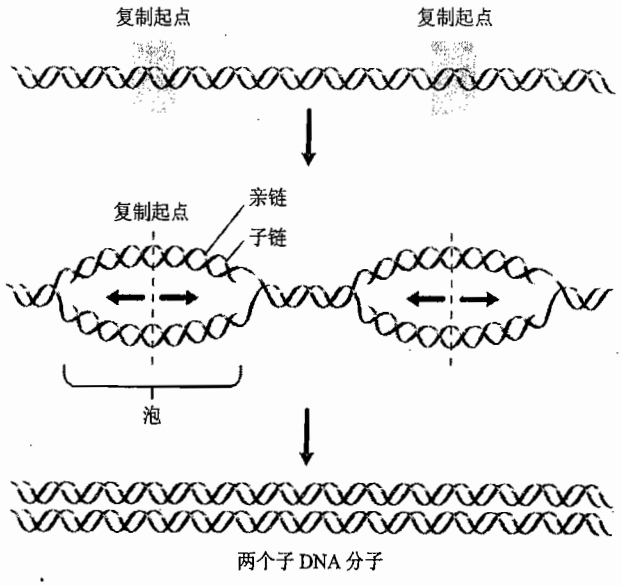


图 21.6 真核生物 DNA 复制中的多泡现象（引自坎贝尔等 2006）

均只有 $1/10^7$ 的 DNA 核苷酸会出现碱基的错配。

21.3 遗传信息流是从 DNA 到 RNA 到蛋白质

DNA 所携带的遗传信息究竟是什么？它是如何在细胞和整个生物体的生命活动中发挥其遗传指令功能的？我们将在此讨论这些问题。

21.3.1 蛋白质是表型特征的分子基础

应用关于 DNA 的知识，我们现在可以比在前一章更加准确地理解生物体的基因型与表型。生物体的基因型是 DNA（或 RNA）上碱基排列的顺序，即遗传组成。表型则是生物体的特性或特征，其分子基础是基因通过编码产生一系列蛋白质来实现其不同功能的。

早在 1909 年，英国内科医生 A. Garrod 研究尿黑酸症（alkaptonuria）的致病原理时提出，基因是通过酶对一些生化过程的催化作用而决定生物的表型的。他发现尿黑酸症的患者缺乏尿黑酸氧化酶，因此尿黑酸不能被分解而在尿液中积累。患者排出的尿液在空气中氧化而变成黑色，“黑色尿”则是尿黑酸症患者的一种表型性状。遗传学证实尿黑酸症是由隐性基因 *al* 决定的，只有 *alal* 基因型的个体，才会引起尿黑酸症。尿黑酸症的这一“黑色尿”的简单性状是由尿黑酸氧化酶控制的，而酶则是由基因所决定的。

揭示基因与酶之间关系的突破性进展是在 20 世

纪40年代,由美国遗传学家比德尔(George Beadle)和塔特姆(Edward Taturm)通过对粗糙脉孢菌(*Neurospora crassa*)的研究而实现的。

他们对简单培养基上不能生长的脉孢菌进行研究时发现每个菌株都缺少代谢中的一种酶。而在正常代谢中,这些酶可以产生脉孢菌生长所需要的氨基酸。

比德尔和塔特姆根据生化代谢途径中基因和酶之间的对应关系提出了一个基因一个酶假说(one gene-one enzyme hypothesis)的假说,即特定基因的功能是指令特定酶的合成。生物体内的一切化学反应都为酶所催化。这一假说得到了许多人的实验验证。

后来,人们又发现,几乎所有的酶都是蛋白质,但不一定凡蛋白质都是酶。很多蛋白质由几种不同的多肽链组成,每个多肽的形成是由特定的基因所决定的。因此比德尔和塔特姆的假说被修改为"一个基因一条多肽链"(one gene-one polypeptide chain)。

21.3.2 DNA与蛋白质的合成

1. RNA 的结构与功能

由前可知,RNA 也是核苷酸的多聚体,也是长链的大分子。在结构上,RNA 与 DNA 相比较时有以下几种特性:

(1) RNA 通常是单链的。

(2) 核苷酸中的戊糖是核糖。

(3) 它的4种碱基中没有胸腺嘧啶,而是尿嘧啶(U),U 的配对性质与 T 一样,也与腺嘌呤(A)形成氢键。

RNA 的转录(transcription)方式类似于 DNA 复制,也是以 DNA 为模板,按碱基互补的原则合成的。在蛋白质合成过程中,需要下列几种 RNA 的作用:

① 信使 RNA(messager RNA,mRNA)带着来自 DNA 上合成蛋白质的遗传信息,在蛋白质合成中起模板作用的 RNA 称为 mRNA。

② 核糖体 RNA(ribosomal RNA,rRNA)是与核糖体蛋白质构成核糖体(ribosome)的主要结构组分。核糖体是活细胞中合成蛋白质的"工厂"。

③ 转移 RNA(transfer RNA,tRNA)是大约含有80个核苷酸的单链分子。通过自身的分子折叠,tRNA 分子形成几个双链区(一些短的核苷酸片段与另外一些核苷酸片段彼此通过氢键相连)。tRNA 分子结构的独特性表现在:一个单链的环上有特定的3个核苷酸组成的反密码子(anticodon),这个反密码子在蛋白质合成时与 mRNA 上的特定密码子(codon)配对。在 tRNA 的另一端,3′端—OH 是相应氨基酸的连接区(图21.7)。

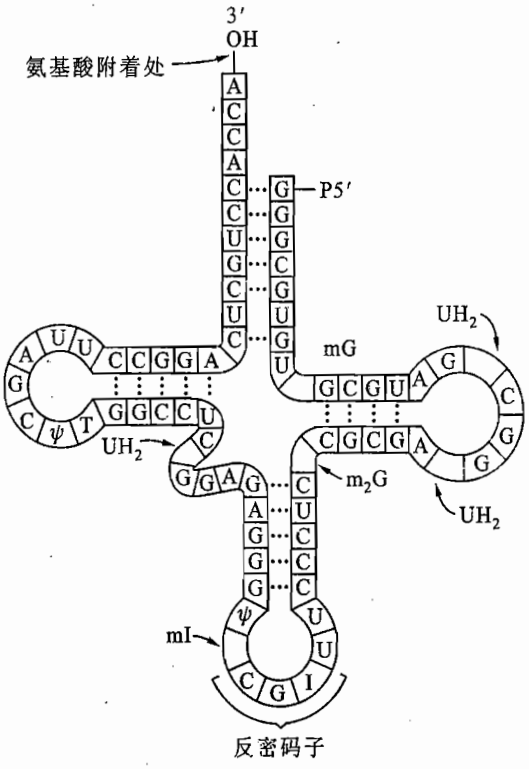


图21.7 tRNA 结构和反密码子

简言之,细胞中的核糖体是蛋白质合成的场所,mRNA 分子是蓝图,而 tRNA 将合成蛋白质的原料——20种氨基酸运送到"工厂"(核糖体)中,并按照已设计好的蓝图——mRNA,将氨基酸一个接一个地排列起来。上述3种 RNA 分子在 DNA 合成蛋白质的过程中协同作用,缺一不可!

2. 转录——从 DNA 到 RNA

以 DNA 为模板,通过 RNA 聚合酶使碱基互补配对(U-A,C-G)合成 RNA 的过程称为转录。各种 RNA 分子都是从 DNA 转录而来的,在此,我们只说明 DNA 转录成 mRNA 的基本过程。

RNA 的合成需要 RNA 聚合酶(RNA polymerase)。原核细胞只有一种 RNA 聚合酶。真核细胞不同类型的 mRNA 转录分别由三种不同的 RNA 聚合酶催化。

第一步,转录起始:RNA 聚合酶与 DNA 上的一段特定的核苷酸序列称为启动子(promotor)的转录起始位点结合,在此处使 DNA 双链解开,于是转录从此开始。

第二步,转录延伸:解开的 DNA 双链中只有一条链成为转录的模板。RNA 聚合酶沿这一条模板 DNA 的 3′端向 5′端移行,一方面使 DNA 双链陆续解开,同时将与模板 DNA 上的核苷酸互补的核糖核苷酸顺序连接起来,而成 RNA 单链。在此过程中,模板 DNA 上的碱基 A 与 U(尿嘧啶)配对。值得注意的是,RNA 聚合酶只能在 RNA 的 3′端连接新的核苷酸,也就是说,mRNA 分子是按 5′→3′方向延长的。

第三步,转录的终止:随着延伸的继续,当 RNA 聚合酶遇到 DNA 模板上的特殊碱基序列——终止子(terminator)(这段序列在基因的末端)的时候,RNA 聚合酶会从 RNA 分子和基因上脱离。合成的 RNA 单链会陆续脱离 DNA 模板,转录完成后的 DNA 亲本链和另外一条亲本链会重新合拢形成双链。最后,一条完整的 RNA 单链分子游离于细胞核中(图 21.8 及图 21.9)。

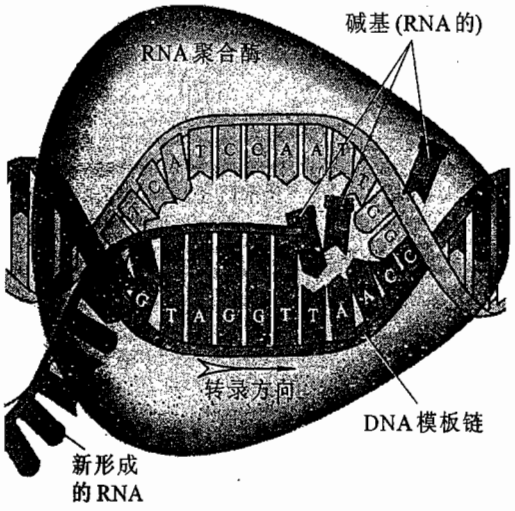


图 21.8 RNA 聚合酶工作时的局部放大示意图
(改绘自 Campbell 等,1997)

多数转录的初始产物必须经过进一步加工,形成成熟的 mRNA 分子,从而穿过核膜进入细胞质。

3. 遗传密码

mRNA 的核苷酸序列怎样决定蛋白质的氨基酸序列?为了说明这个问题,首先介绍遗传密码(genetic code)。

蛋白质是由 20 种氨基酸组成的肽链折叠而成的生物大分子。如果 mRNA 中的一种碱基决定一种氨基酸,则只能有 4 种氨基酸;如果 2 种碱基决定一种氨基酸,只有 $4^2 = 16$ 种氨基酸。实验证明,至少要有 3 个碱基的组合 4^3 才足以决定 20 种氨基酸。

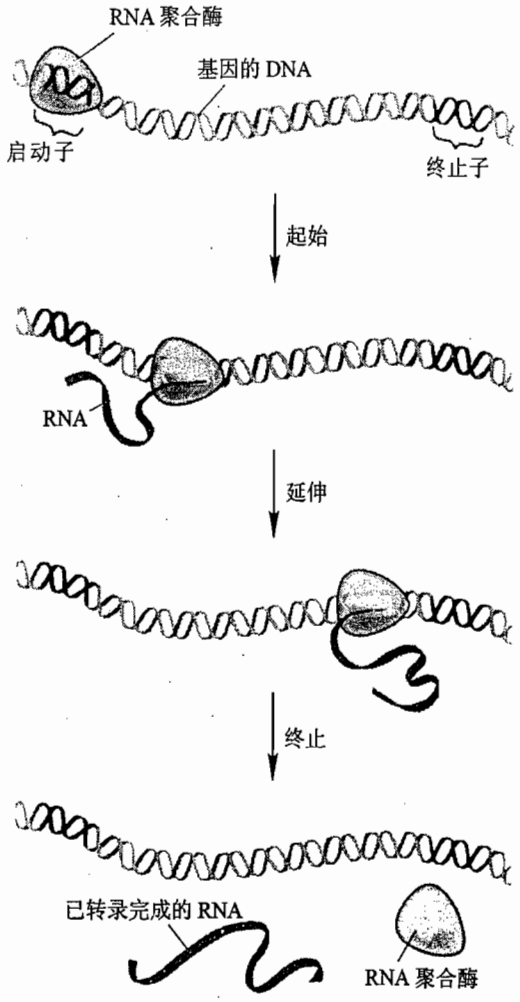


图 21.9 一个基因转录的 3 个步骤
(改绘自 Campbell 等,1997)

1961 年,美国生物化学家尼伦伯格(Marshall Nirenberg)用酶促法合成了一个全部由尿嘧啶(U)组成的人工 mRNA,无论在这个 mRNA 的开始还是结束,它只可能具有一种三联体密码子的形式,即 UUU。他将这种多聚 U 的化合物和核糖体以及多肽合成所需的各种其他成分在试管中混合。结果发现这种混合物只合成苯丙氨酸组成的多肽,他得出结论,mRNA 中的密码子 UUU 编码苯丙氨酸。通过这种方法研究发现,AAA 编码赖氨酸链,CCC 编码脯氨酸链。用 CUCUCUCUCU…这样一条多核苷酸链,形成的是亮氨酸与丝氨酸交替出现的氨基酸链,这就证明了 mRNA 上的密码子是奇数的三联体。在此后的数年里,科学家终于确定了全部氨基酸的密码子。由 3 个碱基组合在一起的编码方式称为三联体密码(triplet code)(表 21-1)。

表 21-1 遗传密码表

第一位(5′端)核苷酸	第二位(中间)核苷酸				第三位(3′端)核苷酸
	U	C	A	G	
U	苯丙氨酸(Phe,F)	丝氨酸(Ser,S)	酪氨酸(Tyr,Y)	半胱氨酸(Cys,C)	U
	苯丙氨酸(Phe,F)	丝氨酸(Ser,S)	酪氨酸(Tyr,Y)	半胱氨酸(Cys,C)	C
	亮氨酸(Leu,L)	丝氨酸(Ser,S)	终止(Stop)	终止(Stop)	A
	亮氨酸(Leu,L)	丝氨酸(Ser,S)	终止(Stop)	色氨酸(Trp,W)	G
C	亮氨酸(Leu,L)	脯氨酸(Pro,P)	组氨酸(His,H)	精氨酸(Arg,R)	U
	亮氨酸(Leu,L)	脯氨酸(Pro,P)	组氨酸(His,H)	精氨酸(Arg,R)	C
	亮氨酸(Leu,L)	脯氨酸(Pro,P)	谷氨酰胺(Gln,Q)	精氨酸(Arg,R)	A
	亮氨酸(Leu,L)	脯氨酸(Pro,P)	谷氨酰胺(Gln,Q)	精氨酸(Arg,R)	G
A	异亮氨酸(Ile,I)	苏氨酸(Thr,T)	天冬酰胺(Asn,N)	丝氨酸(Ser,S)	U
	异亮氨酸(Ile,I)	苏氨酸(Thr,T)	天冬酰胺(Asn,N)	丝氨酸(Ser,S)	C
	异亮氨酸(Ile,I)	苏氨酸(Thr,T)	赖氨酸(Lys,K)	精氨酸(Arg,R)	A
	甲硫氨酸(Met,M)	苏氨酸(Thr,T)	赖氨酸(Lys,K)	精氨酸(Arg,R)	G
G	缬氨酸(Val,V)	丙氨酸(Ala,A)	天冬氨酸(Asp,D)	甘氨酸(Gly,G)	U
	缬氨酸(Val,V)	丙氨酸(Ala,A)	天冬氨酸(Asp,D)	甘氨酸(Gly,G)	C
	缬氨酸(Val,V)	丙氨酸(Ala,A)	谷氨酸(Glu,E)	甘氨酸(Gly,G)	A
	缬氨酸(Val,V)	丙氨酸(Ala,A)	谷氨酸(Glu,E)	甘氨酸(Gly,G)	G

注:括号中的符号为氨基酸的缩写和代号。

值得特别注意的是在这 64 个密码子中有 3 个不编码任何氨基酸,而是肽链合成的终止密码子(stop codon),即 UAG、UAA 及 UGA。此外 AUG 既是甲硫氨酸的密码子,又是肽链合成的起始密码子(initiate codon),所以肽链合成时第一个氨基酸总是甲硫氨酸。

表 21-1 中所示的三联体密码,无论是病毒,还是原核生物或真核生物都是通用的。也就是说,三联体密码是一本通用的字典,绝大多数生物都是按照这一"字典"来翻译成蛋白质的,这是生命同一性的又一个有力证据。

但是也有例外,线粒体 DNA 的编码和这一通用密码就有许多不同之处。例如,UGA 是一个"终止密码",但在人类的线粒体 DNA 的密码中 UGA 翻译为色氨酸;AUA 在通用密码中是异亮氨酸,在人类的线粒体 DNA 的密码中则是甲硫氨酸。

21.3.3 遗传信息在细胞质中被翻译

在真核生物中,mRNA 在细胞核内形成后,即穿过核膜孔进入细胞质。此时核糖体即可附着其上,从它的 5′端开始"阅读",即从 mRNA 的 5′端向 3′端移行,实现蛋白质的合成,这一过程称为 mRNA 的翻译(translation)。其基本过程如下。

1. tRNA 携带氨基酸

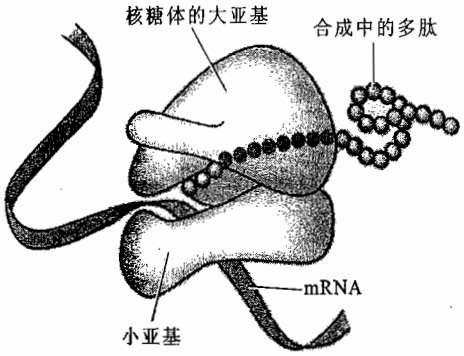
蛋白质合成开始时,氨基酸在酶的作用下,由 ATP 供能,而和特定的 tRNA 的 3′端(有 CCA 的一端)的腺嘌呤(A)共价相连而成氨酰基-tRNA。

此前已知,一个 tRNA 分子上有一个由 3 个核苷酸组成的反密码子,它的作用是识别 mRNA 上的密码子。例如,如果 mRNA 上的密码子是 AAA 时,那么反密码子是 UUU 的 tRNA 就可以识别它,用这个反密码子和 AAA 密码子互补连接起来,这种反密码子和密码子的互补连接是蛋白质合成中的一个重要步骤。反密码子为 CGG 的 tRNA 只能携带丙氨酸,因为反密码子 CGG 只能识别密码子 GCC,而 GCC 则是丙氨酸的密码子,反密码子为 UAC 的 tRNA 只能携带甲硫氨酸,因为反密码子 UAC 只能识别密码子 AUG,而 AUG 则是甲硫氨酸的密码子(表 21-1)。

2. 核糖体"阅读"密码子,氨基酸连成多肽

各 tRNA 分子分别运载上氨基酸之后,如何将氨基酸按 tRNA 上反密码子规定的次序连成多肽?这要靠核糖体的"阅读"功能来实现。

(1) 核糖体 一个核糖体包含两个亚基,每个亚基都是由蛋白质和相当数量的 rRNA 组成。在图 21.10中可以看到核糖体亚基的相对大小和形状。这



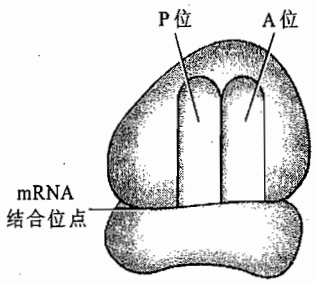


图 21.10 核糖体的结构 右图显示其与 tRNA 结合部位(引自 Campbell 等,1997)

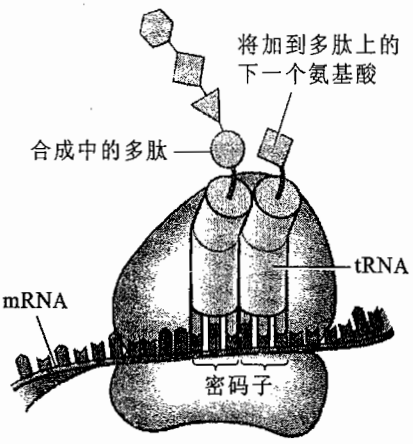


图 21.11 核糖体工作原理示意图
(引自 Campbell 等,1997)

两个亚基只在行使肽链合成功能时才聚合成整体,为蛋白质的合成提供场所。每个核糖体在它的小亚基上有一个 mRNA 结合部位;在大亚基上有两个 tRNA 结合的部位 P 位和 A 位,其中 P 位提供携带待延长的多肽链的 tRNA 的停留,A 位供给携带一个新的氨基酸的 tRNA 进入并停留。图 21.11 显示的是 tRNA 分子占据了两个位点,每个 tRNA 上的反密码子碱基与 mRNA 上的密码子结合。

(2) 翻译的起始和延伸 多肽的合成都是从—NH_2—端的氨基酸开始,而终止于最后氨基酸的—COOH 端。第一个氨基酸总是甲硫氨酸(但这个氨基酸在多肽合成之后可被切除)。携带这第一个甲硫氨酸的 tRNA 是一种特殊的 tRNA,它的任务就是利用所携带的第一个甲硫氨酸来开始多肽的合成。写成 $tRNA_i^{fMet}$(细菌中的甲硫氨酸是甲酰化甲硫氨酸,写成 $tRNA_i^{fMet}$,i 意起始)。

首先,核糖体的小亚基附着到 mRNA 的结合部位上,该结合部位中含有一个起始的甲硫氨酸密码子,即 AUG。$tRNA_i^{fMet}$ 的反密码子,即 UAC 和 AUG 是互补的,因而 $tRNA_i^{fMet}$ 可以和 mRNA 的 AUG 结合,这一结合需要一些蛋白质因子和鸟苷三磷酸 GTP 的参与。然后核糖体的大亚基也结合到这一由核糖体的小亚基、mRNA、$tRNA_i^{fMet}$ 等组成的复合体上。

第一个 tRNA,即 $tRNA_i^{fMet}$ 占据核糖体大亚基上的 P 位,在这里它的反密码子和 mRNA 上的密码子以氢键结合,核糖体大亚基上的 A 位正好和 mRNA 上的一个密码,即接在第一个 AUG 密码后面的密码相对,于是 A 位就被带有和这个密码子互补的反密码子的 tRNA(氨酰-tRNA)占据,这个 tRNA 以它的反密码子和 mRNA 的密码子以氢键连接起来,它所带的氨基酸就是这个即将生成的肽链的第二个氨基酸。这一步骤,即 tRNA 进入 A 位,也是需要一些蛋白质因子和 GTP 参与的。所以,mRNA 上的密码子决定核糖体的 A 位上的 tRNA 的性质,也可以说,核糖体读出一个密码子,就有一个带有相应氨基酸的 tRNA 进入 A 位。

这时,核糖体的 P 位上有带有甲硫氨酸的 $tRNA_i^{fMet}$,A 位上有带有另一氨基酸的 tRNA,通过核糖体大亚基上的肽基转移酶(peptidyl transferase)的作用,P 位上的甲硫氨酸脱离 $tRNA_i^{fMet}$,而与 A 位上 tRNA 所带的氨基酸—NH_2 连接起来(肽键)。这时,P 位的 $tRNA_i^{fMet}$ 已经没有甲硫氨酸了,甲硫氨酸已连到 A 位的氨基酸上了。核糖体继续“阅读”,即沿 mRNA 向前移动一个密码子的距离,结果 P 位上的 tRNA(已不带氨基酸)脱离,A 位上的氨酰-tRNA 移到 P 位,而 A 位则被腾空,A 位面对 mRNA 的一个新的密码子,于是带有与这个密码子互补的反密码子的氨酰-tRNA 进入 A 位。核糖体继续在 mRNA 上移动,即继续“阅读”,使氨基酸依次地连接上去,于是一个多肽链就这样产生了。

(3) 翻译的终止 核糖体陆续在 mRNA 分子上移动,当核糖体的 A 位走到了 mRNA 上的终止密码子时,多肽合成就终止了。细胞中有特殊的终止蛋白,又称释放因子(release factor,RF),有识别终止密码子的

功能，当一个终止密码子在 A 位上出现时，终止蛋白进入 A 位，而使已形成的肽链在肽基转移酶的作用下从核糖体上脱落下来，盘曲折叠而成有空间构型的蛋白质（图 21.12）。

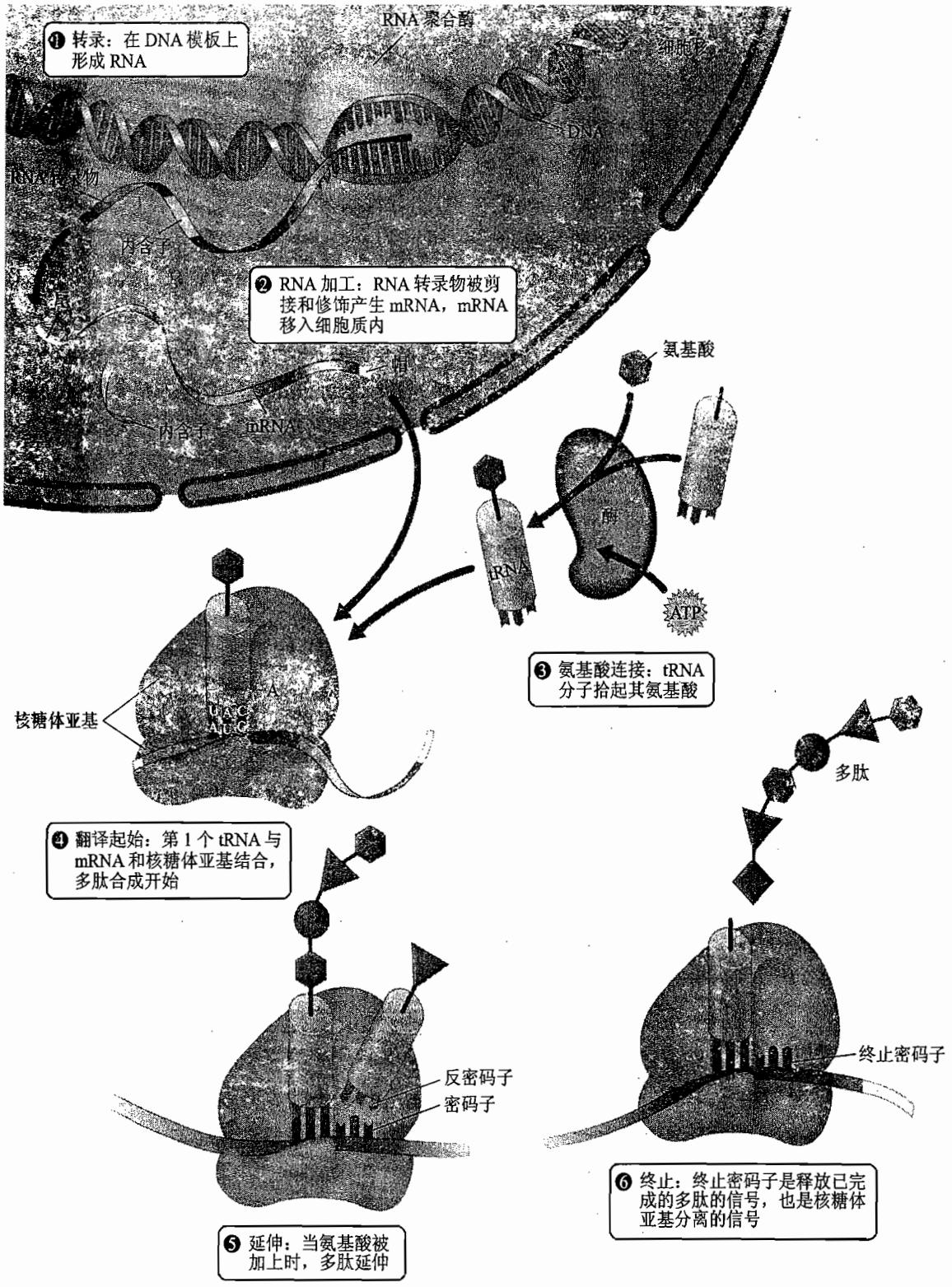


图 21.12 转录和翻译汇总 图中总结了遗传信息从 DNA 流到蛋白质的主要步骤（引自坎贝尔，2006）

21.3.4 中心法则 遗传信息流从DNA→RNA→蛋白质

根据以上几节的叙述，我们可以将DNA、RNA和蛋白质的关系概括为下列几点：① DNA分子上核苷酸的排列有一定顺序，这顺序就是遗传信息。② DNA双链打开，以每条单链为模板，按照碱基互补的原则合成新的互补链，这就是DNA的复制。③ 以DNA双链中的一条链为模板，互补地合成mRNA，这是DNA上遗传信息的转录。④ 以3个核苷酸决定一个氨基酸的方式，根据mRNA的核苷酸顺序在细胞质中合成多肽链，这便是遗传信息的翻译。

1. 中心法则

1956年，克里克提出将遗传信息的传递途径称为中心法则(central dogma)。该法则概括了上述4方面的内容，其要点是：遗传信息流的方向是由DNA $\xrightarrow{复制}$DNA，DNA $\xrightarrow{转录}$RNA，然后由RNA $\xrightarrow{翻译}$蛋白质(图21.13)。

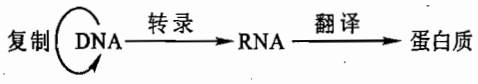


图21.13 中心法则示意图

但是，一些病毒的遗传物质是RNA，如流感病毒、脊髓灰质炎病毒、SARS传染病病毒(一种单链RNA冠状病毒)以及大多数单链RNA噬菌体。它们在感染宿主细胞后，其RNA在宿主细胞中以导入的RNA为模板进行复制。

1970年有人在致癌RNA病毒中发现了遗传信息由RNA转录成DNA，称为反转录(reverse transcription)。进一步研究发现了反转录酶(reverse transcriptase)，于是在反转录酶的催化下，以RNA为模板转录为双链DNA成为可能。此外，在实验室中还可以使DNA直接翻译成蛋白质。修改后的中心法则如图21.14所示。

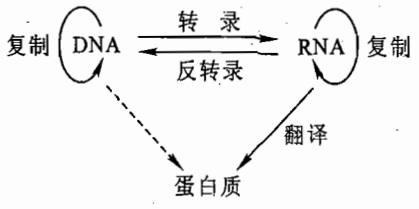


图21.14 修改后的中心法则示意图 虚线表示在实验室的条件下可以实现的途径

2. 朊粒与中心法则

20世纪末发现的朊粒(prion)又称普里昂的致病性及其遗传行为，对中心法则提出了“挑战”。

早在200多年前，在绵羊中有一种传染病——瘙痒症，患病的羊，皮肤剧痒，蹭擦的结果使羊毛磨损，造成皮肤破露，肢体震颤，麻痹而最终死去。20世纪50年代后又发现，引起哺乳动物包括人在内的一类中枢神经系统疾病，如牛海绵状脑病(疯牛病)，麋鹿的慢性消耗性疾病，人类的克鲁病(Kuru)和克雅病(Creutzfeldt-Jacob disease, CJD)等与羊瘙痒症一样，有一种共同的脑病变，其病原物质有很强的感染力，食入含有疯牛病牛的脑组织和脊髓碎片的人可被感染人疯牛病，这是一种变异型的克雅病(variant CJD, v-CJD)。研究发现这种感染物质在核酸酶作用下仍保持感染活性，但对破坏蛋白质活性的各种因素敏感；在这种感染因子中不含DNA或RNA；对所有杀灭病毒的物理化学因素均有抵抗力，只有在136 ℃高温、2 h高压下才能灭活。更值得注意的是，该感染因子无病毒的形态结构，而是呈细长的纤维状。提示，这种特殊的感染因子并不是通常所见的病毒。

1982年，美国学者普鲁西纳(Stanly B. Prusiner)提出，这类物质是一种传染性蛋白质颗粒(proteinaceous infectious particle)，将它称为prion。

朊粒真是一种没有基因的生命体？蛋白质可以作为遗传物质进行复制吗？谜团的解开在于以下的研究。

长期从事朊粒研究的Prusiner指出，哺乳动物和人类细胞核中的*PrP*基因(该基因定位在人的第20号染色体短臂，在小鼠的第2染色体，牛的第13号染色体)编码产生正常糖蛋白PrP^c，当糖蛋白PrP^c的三维构象发生改变后，正常的PrP^c转变成了有感染能力的病原体PrP^{sc}。经蛋白质结构分析证明，PrP^c以α螺旋为主，而PrP^{sc}则多为β片层。PrP^{sc}本身不能复制，但当一个PrP^{sc}分子进入细胞与PrP^c分子结合形成PrP^{sc}-PrP^c复合体，导致PrP^c构象改变转变为PrP^{sc}，这样形成了2个分子的PrP^{sc}。以同样方式，可以形成4个分子的PrP^{sc}，如此周而复始，使PrP^{sc}倍增不已。另一种观点认为，在PrP^c与PrP^{sc}之间有一种中间体PrP^*(具部分折叠结构)存在，通常PrP^*含量极少，生成PrP^{sc}也极少；当(感染发生时)外源的PrP^{sc}进入体内，可促使PrP^*转变为PrP^{sc}，于是造成PrP^{sc}剧增，似乎外源的PrP^{sc}作为一种“模板”在起作用，使朊粒在自身增殖。

PrP^{sc}在神经细胞中逐渐沉积，最终引起神经退行性病变，因此该病的潜伏期相当长，从感染到发病，平均潜伏期约28年，最长可达40年。一旦出现症状，患者半年至一年之内100%死亡。

归根结底，朊粒是正常寄主的*PrP*基因编码的正常蛋白质PrP^{c}的异构体PrP^{sc}，它不是传递遗传信息的载体，也不能进行自我复制。中心法则的正确性，目前无可置疑。S. B. Prusiner获1997年诺贝尔生理学或医学奖。

21.4 基因突变

基因突变是细胞遗传学从20世纪初就已沿用的术语。1902年荷兰植物学家德弗里斯(Hugo de Vries)研究月见草(*Oenathera*)的遗传时发现这种植物会偶然出现一些特殊性状，他认为这是由于遗传因子，即基因突然改变的结果，称这种变化为突变(mutation)。现在已知德弗里斯发现的多种突变，大多不是基因的突变，而主要是不同等位基因的重新组合，但突变这个概念却由此建立起来。

基因突变可以发生于生殖细胞内，这样的突变可以遗传给后代，也可以发生于体细胞中，即体细胞突变(somatic mutation)，这种突变可以引起生物体在当代的形态或生理上的变化，但不能遗传给下一代。广义的基因突变包括染色体畸变和基因的点突变(point mutation)。点突变指的是DNA序列中单个或多个碱基对的改变，通称为基因突变。

DNA分子最常发生的突变是碱基置换和移码突变两种。

21.4.1 碱基置换

一种碱基为另一种碱基所置换(substitution)称为碱基置换。最常见的碱基置换是转换(transition)，即一种嘌呤置换另一种嘌呤(A替代G或G替代A)，或一种嘧啶置换另一种嘧啶(T替代C或C替代T)。另一种较少见的方式是颠换(transversion)，即嘌呤替换嘧啶，或嘧啶置换嘌呤(图21.15)。碱基置换只是个别碱基的改变，而没有增加或减少碱基数目，因而只能使单个密码子发生改变。

例如，人类的血红蛋白是由4个多肽链组成，其中2条为α链，各由141个氨基酸组成；2条为β链，各由146个氨基酸组成。在α或β链上若有某一个氨基酸

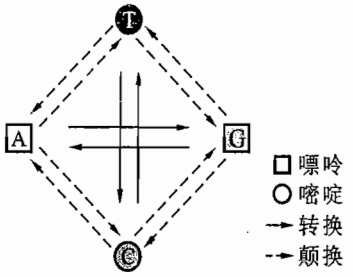


图21.15 碱基置换

改变即形成一个突变型。一种血红蛋白病——镰形细胞贫血症，其致病的分子机制就是颠换(正常血红蛋白基因的DNA上一个碱基A ⟶T)造成的突变，致使Hb^A基因突变为Hb^S(图21.16)。

由上图可见，在正常Hb^A血红蛋白β链N端的第6位氨基酸是谷氨酸(其密码子是GAG)，而Hb^S含有

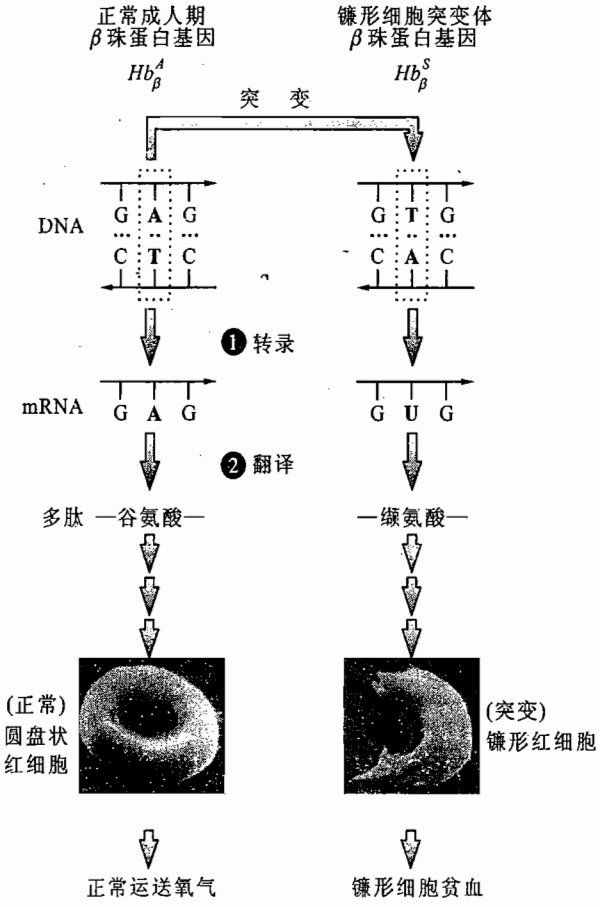


图21.16 镰形细胞贫血症的分子基础

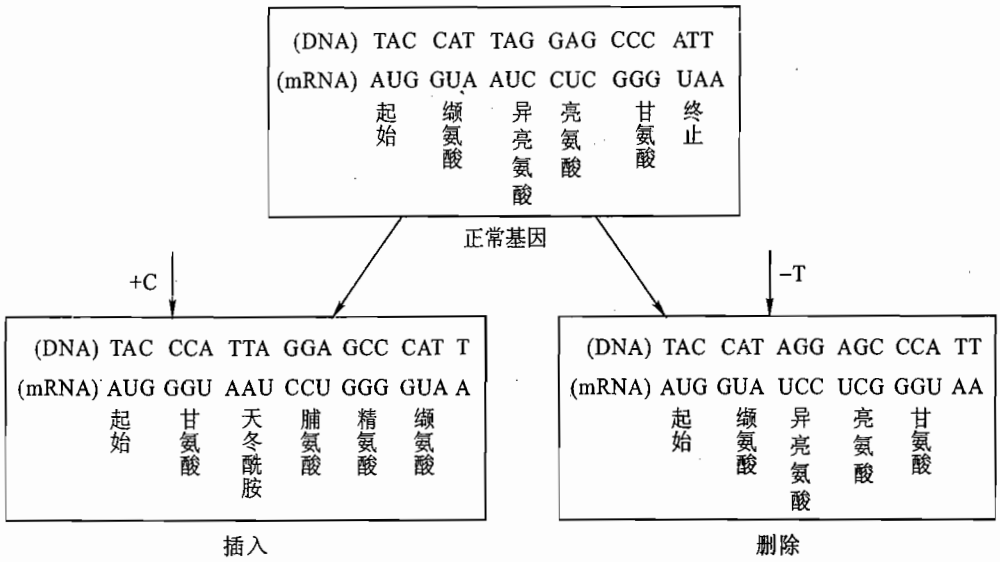


图 21.17 插入及删除引起的突变

的氨基酸是缬氨酸(GUG)。可见只要有一个氨基酸的改变,就可使血红蛋白的性质发生改变,引起溶血性贫血。

21.4.2 移码突变

在 DNA 的碱基序列中插入或删除一个或多个(非 3 的整倍数)的碱基,使编码区该位点后的三联体密码子阅读框架发生改变,导致以后的氨基酸都发生错误,称为移码突变(frameshift mutation)(图 21.17)。无论是在 DNA 碱基序列中插入或删除一个或多个非 3 的整倍数的碱基,都将打乱原来的密码子,不能按密码子的原来顺序依次读码,结果转录和翻译都必然要发生异常。

移码突变由于能引起蛋白质分子的全部改变,或形成不正常的蛋白质,因而常导致生物体的某些疾病或死亡。

一些碱基的替换会引起蛋白质的重要变化,妨碍其正常的功能。偶尔,也会发生因为碱基的改变而引起蛋白质的性质的改善,或是带来新的功能促使发生突变了的组织或是后代个体具有更好的适应性。但是,在更多的情况下,突变是有害的。然而,从另一个视角来看,突变使得生物界具有丰富的基因的多样性,从而造成遗传的多样性,使得自然选择成为可能。此外,基因突变是遗传学家研究基因的结构与功能的重要手段。

21.4.3 DNA损伤修复

DNA 在复制过程中可能产生碱基错配,DNA 重组过程中其双螺旋结构也常常会局部被破坏,造成各种损伤。然而在一定条件下,生物体(或细胞)能使其 DNA 的损伤得到修复(repair)。这种修复功能是生物体在长期进化过程中获得的一种重要的安全保护机制。目前已知,细胞的 DNA 损伤修复系统有许多种,诸如错配修复(mismatch repair)、直接修复(direct repair)、切除修复(excision repair)、重组修复(recombination repair)和易错修复(error-prone repair)。最常见的修复系统是切除修复。

切除修复是在一系列酶的作用下,将 DNA 分子中受损伤的部位切除,以另一条完整的单链为模板合成切去的部分,使 DNA 恢复正常结构。其基本过程如图 21.18 所示。

切除酶可以识别许多 DNA 损伤,包括紫外线引起的嘧啶二聚体和其他光反应的产物等化学诱变因子对 DNA 造成的损伤。切除修复是一种普遍的修复功能,它并不局限于某种特殊原因所造成的损伤,而能一般地识别 DNA 双螺旋结构的改变,对遭到破坏而出现不正常结构的部分加以切除。细胞的这种功能,对于保护遗传物质的正常结构与功能具有重要的生物学意义。

失去这种修复功能的有机体(包括人类)会出现严重的异常,甚至引起癌症的发生。典型的例子是人

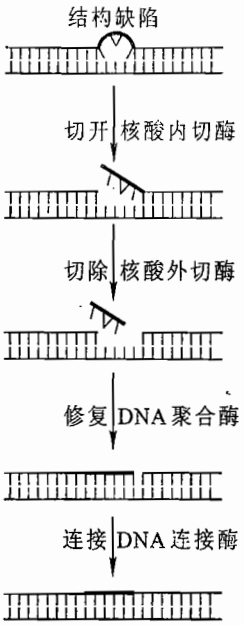


图 21.18 切除修复过程简图
(引自王镜岩等,2001)

类的着色性干皮病(xeroderma pigmentosa,XP),这是一种光敏感遗传性疾病,由常染色体隐性基因决定,基因定位在第 1 染色体长臂,但不能排除在第 13 和第 19 染色体上有控制 DNA 修复的基因。隐性纯合的个体,对阳光极度敏感,皮肤长时间暴露在强烈的阳光下的部位易发生色素沉积、萎缩、角化过度而且极易患皮肤癌(以基底细胞瘤、鳞状上皮细胞癌最为常见)(图 21.19)。研究表明,该疾病是由于患者皮肤细胞的 DNA 切除修复系统中切除 DNA 中二聚体的核酸切除酶功能丧失所造成。

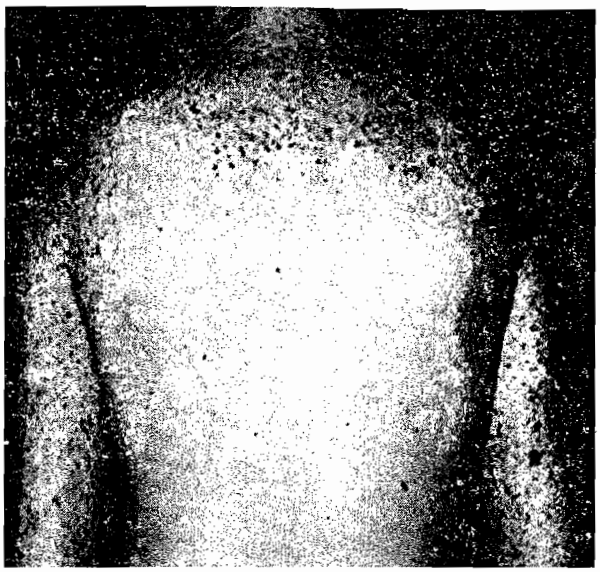


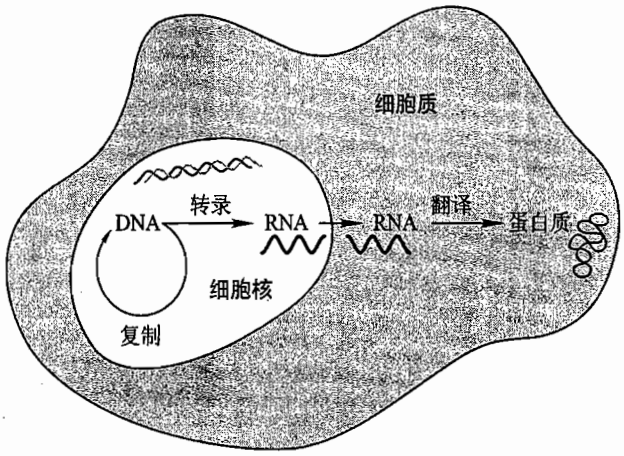
图 21.19 皮肤癌患者背面 示背部双肩及两臂皮肤癌变
(引自 Griffiths 等.,2000)

思考题

1. 直接证明 DNA 是遗传物质的实验是如何设计的? 其结果又是怎样分析的?
2. 什么是 Chargaff 法则? 有怎样的理论意义?
3. DNA 分子的 5′→3′和 3′→5′的极性是怎样决定的?
4. 沃森-克里克提出的 DNA 双螺旋结构模型在生物学、遗传学发展历史上为什么是一块具特殊意义的里程碑?
5. 什么是 DNA 的半保留复制? DNA 复制的半不连续性的实质是什么?
6. 什么是"一个基因一个酶"和"一个基因一条多肽链"的假说?
7. 转录是如何开始,如何结束的? 翻译又是怎样开始,怎样终止的?
8. 什么是转换? 什么是颠换?
9. 简要说明镰形细胞贫血症的分子机制。

22 基因表达调控

22.1 基因的选择性表达是细胞特异性的基础
22.2 原核生物的基因表达调控
22.3 真核生物的基因表达调控
22.4 发育是在基因调控下进行的



真核细胞中的基因表达

细胞中的基因并不是同时都在表达，而是有些基因被启动而有活性，另外一些基因保持沉默而不表达，或是在某些情况下基因的表达活性增加了，有的则减弱了表达的活性，在这些深层次的生命现象中存在着基因表达的调控机制。原核生物通过基因表达的调控可以改变它们的代谢方式以适应环境的变化，多细胞生物通过基因表达的调控而实现细胞分化、形态发生和个体发育。调控作用可以发生在基因表达的转录阶段、转录后加工阶段和翻译阶段，本章主要介绍第一和第二阶段的基本原理。

22.1 基因的选择性表达是细胞特异性的基础

早在19世纪末，便有人注意到酵母菌在含乳糖的培养基上生长时，细胞中出现了分解乳糖的酶，将这些酵母菌转移到不含乳糖的培养基上，不久后，细胞中这些酶就不存在了。将它们再放回到原来的培养基上，分解乳糖的酶又重新出现了。人们猜想：难道在不含乳糖的培养基上相应的基因便消失了？回到含有乳糖的培养基上这种基因又出现了？这种猜想显然是错误的。唯一正确的解释只能是酵母菌在乳糖存在时，编码分解乳糖的酶的基因才行使它的功能——通过DNA的转录和翻译而产生其蛋白质（或酶），或转录后直接产生其RNA产物（如rRNA、tRNA等），这一过程称为基因表达（gene expression）。基因表达亦即遗传信息的转录和翻译的过程。对这一过程的调节称为基因调控（gene regulation）。

多细胞生物，通过基因的表达调控实现细胞的分化、形态发生和个体发育。具有相同遗传信息的细胞分化形成不同类型的细胞，使它们具有结构和功能的特异性，这是由于它们表达特定的基因所造成。因而，不同类型的细胞所合成的蛋白质在性质和数量上都是不同的。在哺乳动物中，胰腺细胞不形成血红蛋白，胰岛素不是在肝细胞内合成的，果蝇正在发育的眼睛细胞中的基因编码一种特殊的蛋白质而形成聚光的晶状

体。无论是真核细胞还是原核细胞都有一套准确地调节基因表达和蛋白质合成的机制，使得细胞在需要的时间和地点（空间）产生相应的特异性的蛋白质成为可能。这种机制使得生物体随时随地地改变自身基因的活性以适应变幻莫测的周围环境。

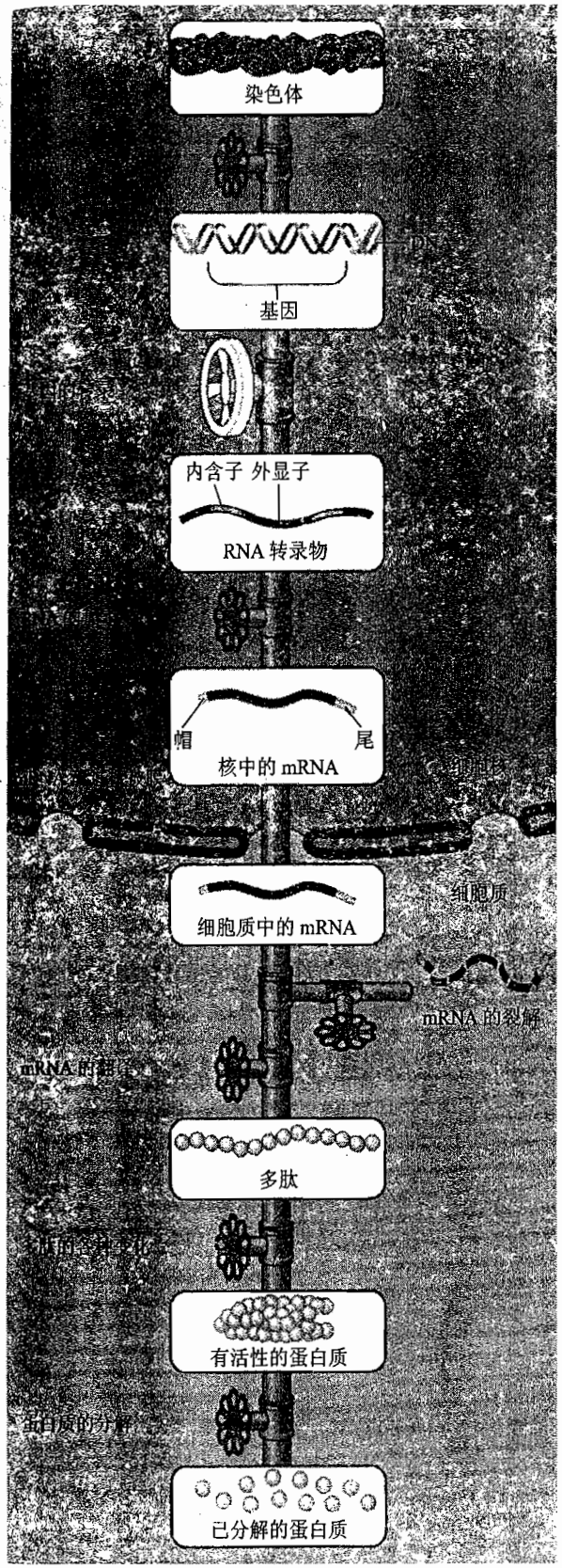


图 22.1 真核细胞中基因表达的“管道”式过程（引自坎贝尔等，2006）

基因表达的调节控制机制一般体现如下规律：某一个体系在需要时被打开，不需要时被关闭。这种“开-关”（on-off）的活性是通过调节转录来实现的，亦即 mRNA 的合成是可以被调节的。但实际上，一个系统处在“off”状态时，也可能有本底水平的基因表达，即表达量很低，只是很难甚至无法检测出来而已。基因表达调控主要发生在转录水平上的调控（transcriptional regulation）和翻译水平上的调控（translation regulation）。转录水平的调控是基因的表达调控的关键环节，因为遗传信息的表达首先涉及的是转录过程，尤其是原核生物，其转录和翻译几乎是同时进行的，所以转录水平的调节显得更为重要。图 22.1 形象地说明了真核细胞中基因表达调控的“管道”式过程。

现在让我们来看看大肠杆菌完成上述过程所使用的一种特别的方式。

22.2 原核生物的基因表达调控

大肠杆菌的乳糖操纵子模型

在 22.1 中我们已知酵母在有乳糖的培养基中就合成专门用于乳糖代谢的酶，如果乳糖不存在时，这种酶就不会产生，不久人们又在细菌中也发现它们对化学环境具有某种适应性，只有在某些特定的物质或诱导物（inducer）存在时，某些种类的酶才能产生，保证其生存。酵母和细菌的这一类酶称为诱导酶（inducible enzyme）。另一类是与化学环境无关，无论某种特定物质是否存在，它们都可以不断地被合成的酶，称为组成酶（constitutive enzyme）。

法国学者 Francois Jacob（1920— ）和 Jacques Monod（1910—1976）在对大肠杆菌乳糖分解代谢过程中酶的适应性合成及其他一系列研究的基础上，于 1960—1961 年提出了乳糖操纵子模型（Lac operon model），开创了基因表达调控机制研究的新领域。

操纵子（operon）是由在功能上彼此有关的几个结构基因和控制区所组成，后者包括启动子和操纵基因。操纵子只在原核生物中存在。调节乳糖消化酶产生的操纵子称为乳糖操纵子（图 22.2）。该模型的组成及其工作原理简介如下。

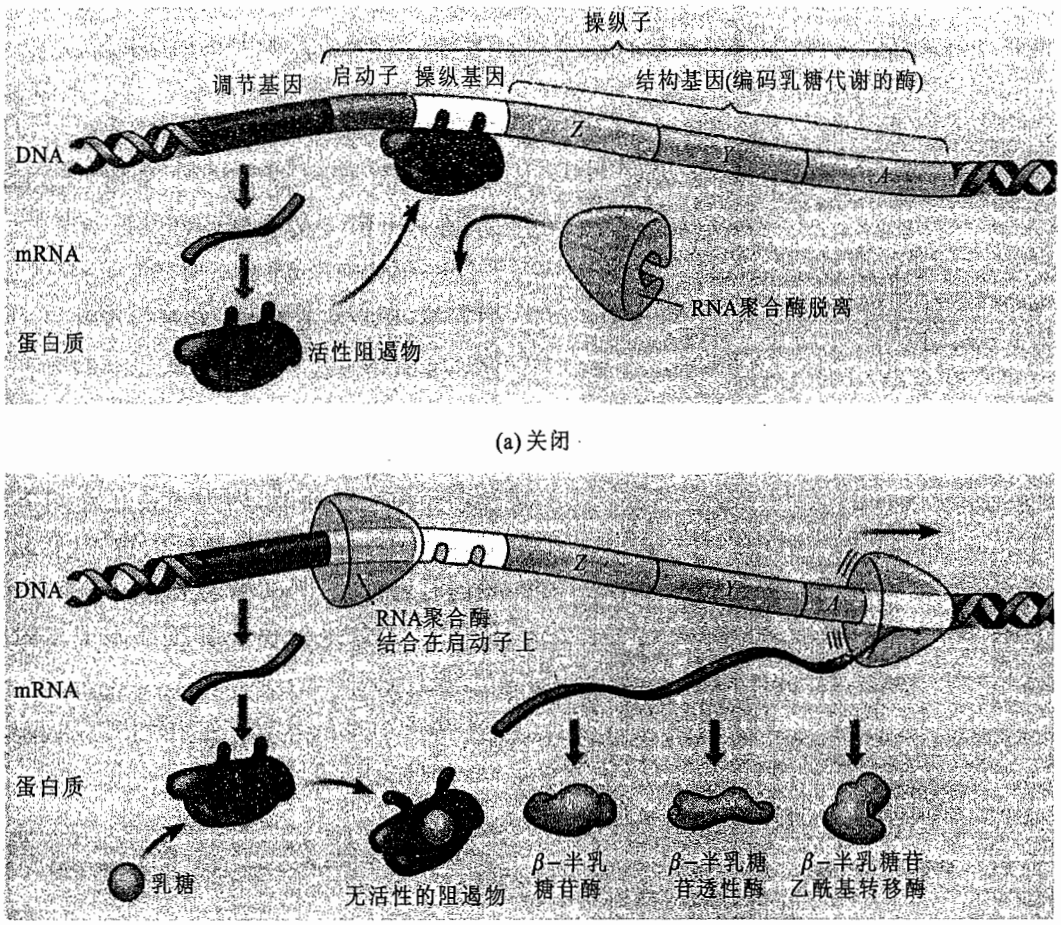


图 22.2 乳糖操纵子模型示意图(引自 Campbell 等,1997)

1. 结构基因

结构基因(structural gene)是一类编码蛋白质(或酶)或 RNA 的基因。在大肠杆菌(*E. coli*)乳糖代谢的基因调节系统中有 3 个连锁在一起的结构基因。

lac Z 基因:决定 β-半乳糖苷酶(β-galactosidase)的形成。*lac Y* 基因:决定 β-半乳糖苷透性酶(β-galactoside permease)的合成。*lac A* 基因:编码β-半乳糖苷乙酰基转移酶(β-galactoside acetylase),此酶的功能尚不清楚。

这 3 个基因彼此紧密连锁,按 *Z*、*Y*、*A* 顺序排列。只有当乳糖存在时,它们才迅速转录,翻译成相应的酶。所以这些酶,就是由乳糖诱导产生的诱导酶,其活性的产生和活性的提高不是已有的酶被激活所致,而是在诱导物的诱导下酶的重新合成,并随着合成的进行,酶的浓度迅速增加的结果。

2. 调节基因

调节基因(regulator gene,R)是参与其他基因表达调控的 RNA 和蛋白质的编码基因。调节基因编码的调节物通过与 DNA 上的特定位点结合来控制转录,是调控的关键。调节基因通常处在受调节基因的上游,其产物是阻遏蛋白(repressor protein)。

3. 启动子

启动子(promoter,P)是一段短的核苷酸序列,它的作用是标志转录起始的位点。RNA 聚合酶在这一位点与 DNA 接触;并开始进行转录。

4. 操纵基因

操纵基因(operator,O)不编码任何蛋白质,是 DNA 上一小段序列(仅为 26bp),是调节基因所编码的阻遏蛋白的结合部位。操纵基因决定了 RNA 聚合酶是否能够与 DNA 序列上的启动子接触,从而沿着 DNA 分子移动,启动 RNA 的转录。

乳糖操纵子的工作原理简述如下:

如果在大肠杆菌的细胞质中没有乳糖时,操纵子关闭,调节基因转录而产生 mRNA,这一特定的mRNA

是编码阻遏蛋白的。阻遏蛋白是一种变构蛋白。乳糖不存在时，阻遏蛋白有活性：它的构象使它能识别操纵基因(O)，并结合到操纵基因上去，而一旦阻遏蛋白占据了操纵基因，RNA 聚合酶就不能与启动子结合，因而不能到达结构基因，结果操纵子中全部结构基因不能转录成 mRNA，因而不能产生 3 种特定的酶(图 22.2a)。

如果培养基中含有乳糖，乳糖与调节基因合成的阻遏蛋白结合，使后者改变构象，失去活性，不能再与操纵基因结合，导致操纵基因被打开(图 22.2b)。RNA 聚合酶就能无阻拦地结合到启动子上，因而使结构基因进行转录而产生 mRNA。转录产生的 mRNA 携带有编码 3 个乳糖酶所需的全部遗传密码，细胞将这些信息翻译为 3 种独立的多肽，因为 mRNA 密码中带有翻译起始和终止的信号。

乳糖不断被消化吸收，脱离了乳糖的阻遏蛋白恢复了原来的构象，又能和操纵基因结合，其结果又阻止了结构基因的转录，因而 β-半乳糖苷酶等 3 种酶停止产生。

操纵子模型说明，酶的诱导和阻遏是在调节基因的产物——阻遏蛋白的作用下，通过操纵基因控制结构基因的转录而发生的。

22.3 真核生物的基因表达调控

22.3.1 不同的细胞有特异的基因表达方式

组成人体眼睛的晶状体细胞产生晶状体蛋白，在胰腺细胞内合成胰岛素，对于维持基本生命活动必需的糖酵解酶在 3 种高度分化的细胞中均有表达(图 22.3)。

由上图可见，除了糖酵解酶基因在 3 种细胞中均有活性外，编码胰岛素的基因只在胰腺中那些能够分泌激素的细胞中表达；成熟的晶状体细胞，会获得分化的特异性，在晶状体蛋白基因被频繁表达从而使得晶状体蛋白积累之后，这些细胞会失去它们的细胞核和几乎全部的基因。

值得注意的是，血红蛋白基因在图 22.3 中所示的 3 种细胞中都没有活性，因为它们只在将要形成红细胞的细胞中才进行表达！在神经细胞中特异性表达的基因没有在图中显示出来。

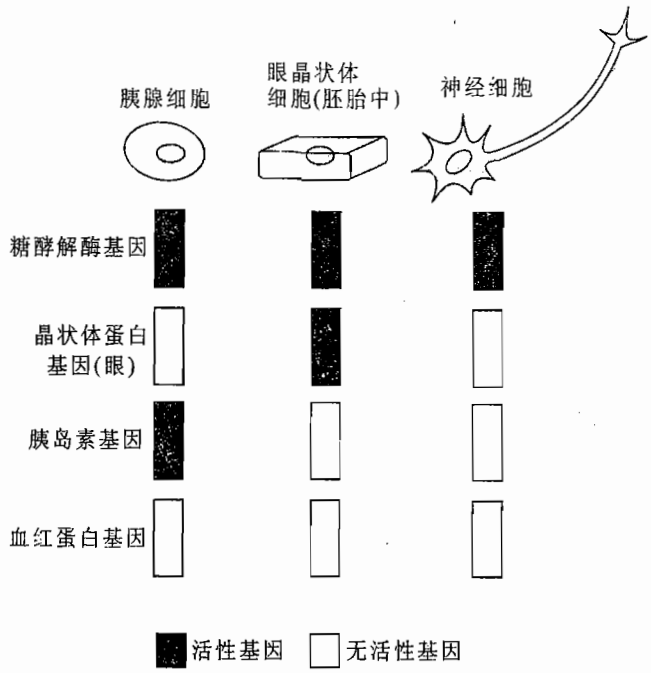


图 22.3 基因表达在 3 种细胞中的比较

可以理解，真核细胞的特异性是由于它们表达特定的基因而造成的。多细胞生物的细胞分化，是选择性基因表达的结果，就像细菌细胞具有在不同时期、不同环境条件下会产生不同的酶的能力一样。

22.3.2 DNA的包装影响基因的表达

真核细胞的染色体上带有数量巨大的基因，每一条 DNA 分子的单链都比一个典型的细胞核的 5 μm 直径要长数千倍，如果将人的 46 条染色体彼此相连接，将有 3 m 长，所有这些 DNA 都能装入一个细胞核中，这是因为每条染色体都存在一个精密的、多层次的折叠和压缩机制(图 22.4)。

图 22.4 显示了 DNA 几个主要的装配水平的简化模型，最上方所显示的是 DNA 的双螺旋链。图下方第一个装配水平是组蛋白与 DNA 的复合体，像是一串“念珠”，每一个“念珠”实质上是由缠绕在外周的 DNA 和 8 个组蛋白分子组成的核小体(nucleosome)，它是真核生物染色体的基本结构单位。核小体可能通过阻止与转录相关的酶接近 DNA 分子的方式起到了调节基因表达的作用。

DNA 的下一个装配水平是核小体串缠绕成为一个高度螺旋的丝状结构，这种丝状物进一步缠绕成为直径大约为 200 nm 的超螺旋结构，再折叠和缠绕使 DNA 更紧密地压缩。最终就形成在图的最下方所显

示的染色体。

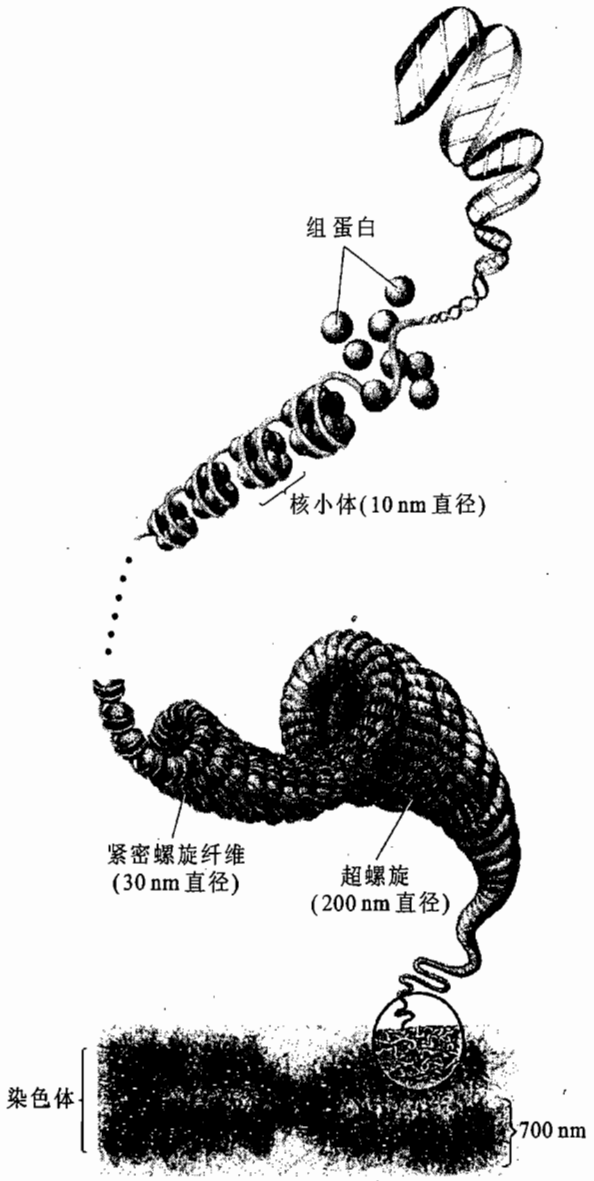


图 22.4 DNA 包装在真核生物的染色体中
(改绘自 Campbell,1997)

染色体的异染色质区(例如着丝粒区)比常染色质区的螺旋化程度高,因而结构更致密。基因的转录是以染色质结构的一系列变化为前提的,对昆虫多线染色体的研究表明,基因的活跃转录是在常染色质上进行的。转录发生之前染色质常常会在特定的区域被解螺旋而变得"疏松"。这种变化在黑腹果蝇的多线染色体的带纹区最为典型。在果蝇幼虫发育的特定时期,某些带纹区基因活跃转录时,带纹的染色体纤维解浓缩,核蛋白纤丝向外伸展成环(loop),使得局部变得很膨大而形成有特色的染色体"胀泡"(puff)。研究证明,胀泡出现的位置就是基因正在进行 RNA 转录活跃的区域。因此,它们成为基因开启与关闭的信号(图 22.5)。

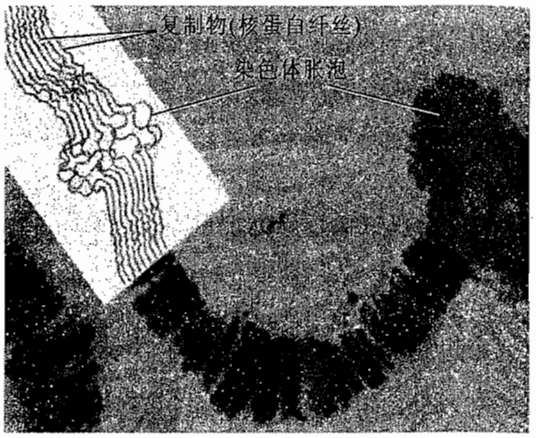


图 22.5 果蝇多线染色体的 puff(引自 Campbell,1997)

22.3.3 异染色质化与基因的表达失活

由 20.6.1 已知性染色体决定哺乳类(包括人类)等高等真核生物的性别,其雌性个体的性染色体组成为 XX,雄性个体为 XY。研究发现,雌性哺乳动物在其胚胎发育早期,体细胞核中的两条 X 染色体中会有一条随机失活。而且,这种失活会随着以后的细胞分裂而传给子代细胞。失活了的 X 染色体上的部分基因不表达(20 世纪 90 年代的研究证明,失活的 X 染色体上有逃避失活的基因存在,换言之,X 染色体上的基因是部分失活的)。

玳瑁猫(图 22.6)黄色毛皮(图中以灰色表示)与黑色毛皮随机嵌合的表型是 X 染色体随机失活的例证之一。黄色(yellow)基因 Y 是黑色 y 基因的显性等位基因,由 X 染色体所携带。杂合体(X^YX^y)雌猫在其胚胎发育早期,X 染色体随机失活所引起的特殊的表型效应是:若某体细胞中的 X^Y 染色体失活,则 X^y 有活性,在其有丝分裂的子代细胞中维持 X^Y 失活状态,在带有 X^y 染色体的毛皮细胞中,隐性 y 基因表达,形成黑色毛皮斑块;若某体细胞中的 X^y 失活,则另一条同源染色体 X^Y 有活性,则显性 Y 基因表达,在带有 X^Y 染色体的毛皮细胞中,表型为黄色。X^YX^y 个体中的两条 X 染色体之一发生随机失活(来自父方的失活或来自母方的失活是随机的),因而出现黄色与黑色两种毛色斑块的随机嵌合,该表型酷似一种海洋生物"玳瑁"而得名。

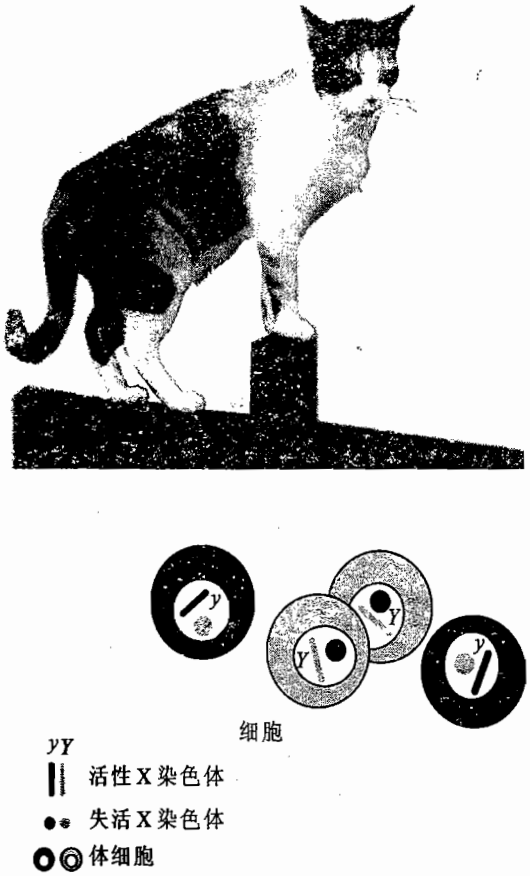


图 22.6 玳瑁猫及 X 染色体失活(改绘自 Campbell,1997)

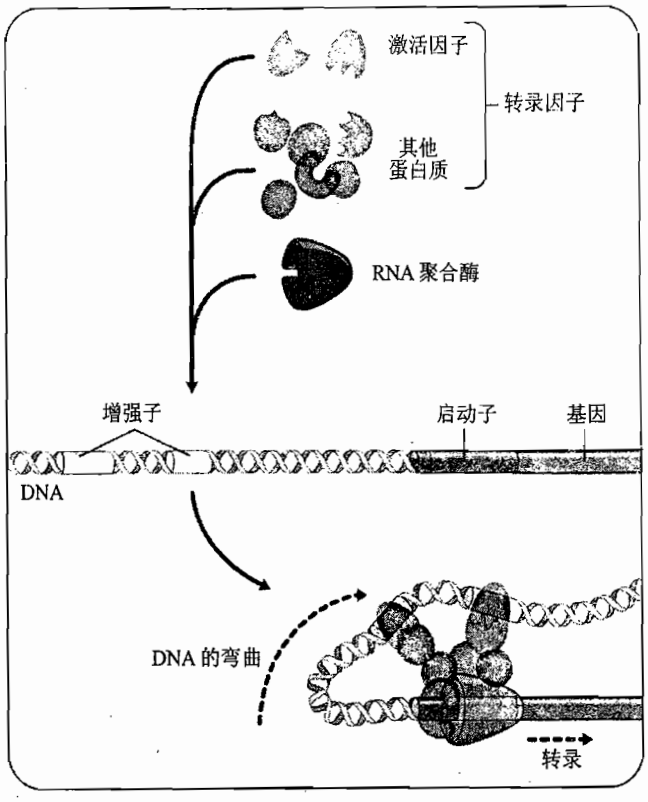


图 22.7 真核基因启动的模型 许多组装在一起的蛋白质以及 DNA 中几个控制序列与真核基因的转录启动有关

22.3.4 蛋白质组装启动真核细胞的转录

调控基因表达最重要的阶段在转录。真核细胞转录的调控和原核细胞一样,也是用调节蛋白质和 DNA 的结合来启动或者关闭基因转录的,但比原核细胞要复杂。图 22.7 所示为一个真核细胞基因启动的模式。在 DNA 链上有 3 个调控序列,其中启动子紧挨着基因,2 个增强子(enhancer)离基因较远。开启转录的调节蛋白称为转录因子(transcription factor),它包括激活因子(activator)和其他调节蛋白。此外,和转录有关的蛋白质还有 RNA 聚合酶。

按照这个模式,转录的调控开始于激活因子和增强子的结合。随着 DNA 链的弯曲,已经结合在 DNA 上的激活因子和其他调节蛋白相互作用,一同结合在启动子上,形成一个复合体。这种蛋白质的大组装有利于 RNA 聚合酶正确地连接在启动子上。连接后,转录过程启动。

在图 22.7 中没有画出被称为沉默子(silencer)的 DNA 序列和阻遏物蛋白。阻遏物接合到沉默子上,起到抑制转录的作用。

22.3.5 真核细胞的 RNA转录后的加工

1. 断裂基因

在真核细胞的基因中,编码氨基酸的 DNA 序列,常常被一些非编码区所隔开。现已证实,大多数的植物和动物的基因中存在较长的非编码区,称作内含子(intron),而编码区——基因中能够被翻译成为蛋白质的部分称为外显子(exon)。遗传学将这类基因称为断裂基因或割裂基因(interrupted gene 或 split gene)。断裂基因实质上就是由一系列交替存在的外显子和内含子构成。通过 mRNA 与 DNA 的分子杂交(见 23.1),并在电镜下观察,如果基因中有内含子,由于其mRNA 中没有相应的序列,在所形成的 RNA-DNA 杂交双链的某些部位则会出现不能配对的单链环,这些环状结构就是内含子所在位置,通过环出部分的大小可判断内含子在基因中的大小(图 22.8)。

2. RNA 剪接

实质上,真核生物编码蛋白质的基因,经过转录产生

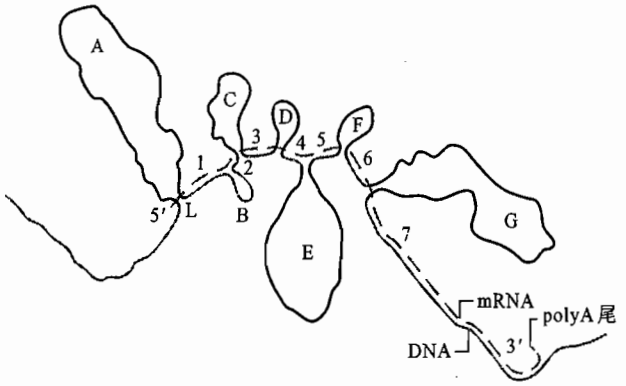


图 22.8 断裂基因 鸡的卵清蛋白基因,A ~ G 为内含子,1 ~ 7 为外显子

的初始转录物(primary transcript)需要经过复杂的加工后才产生成熟的 mRNA,然后,mRNA 进入细胞质,经过翻译成特定的蛋白质。这些初始转录物包括基因的全部 DNA 序列(外显子和内含子),是 mRNA 的前体(pre-mRNA),因为它们的长度和性质的差异,在细胞核内不均匀,所以又称为不均一核 RNA(heterogeneous nuclear RNA, hnRNA)。mRNA 前体的加工包括 5′加帽、3′加尾、剪接和编辑等过程。在这些加工过程中,都将受到调控的作用。例如通过不同的剪接,可由一个基因转录物产生不同的成熟 mRNA,从而翻译出不同的蛋白质。

RNA 剪接(RNA splicing)如图 22.9 所示,内含子和外显子都将在从 DNA 到 RNA 的转录过程中被识别,然而,在 RNA 离开细胞核之前,将 hnRNA 中的内含子切除,产生一个由外显子彼此相连接的,具有连续编码区的成熟的 mRNA 分子,这是基因表达调控的一个重要环节。在真核细胞中,tRNA 和 rRNA 分子也要经历这样的剪接过程。

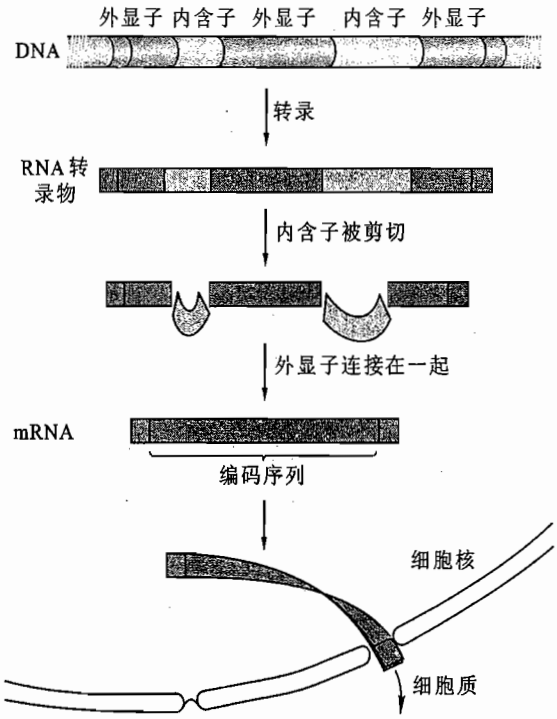


图 22.9 RNA 剪接

在多种情况下,细胞可以通过不同的剪接方式,从同一个 RNA 转录物产生不同的 mRNA 分子。

此外,真核细胞的 mRNA 前体在离开细胞核之前,还经历了剪接以外的其他加工变化:即在其 3′端加上一个50 ~ 200 个多聚腺苷酸序列,即 polyA“尾”;在 5′端加上一个 7-甲基鸟苷三磷酸(m^7Gppp)的“帽”结构。“帽子”和“尾”结构可以保护新合成的 RNA 链免受细胞中酶的攻击,并参与蛋白质合成的调控,为核糖体识别 mRNA 提供信号。但“帽子”和“尾”不被翻译。

图 22.10 显示同一初始转录物——mRNA 前体,

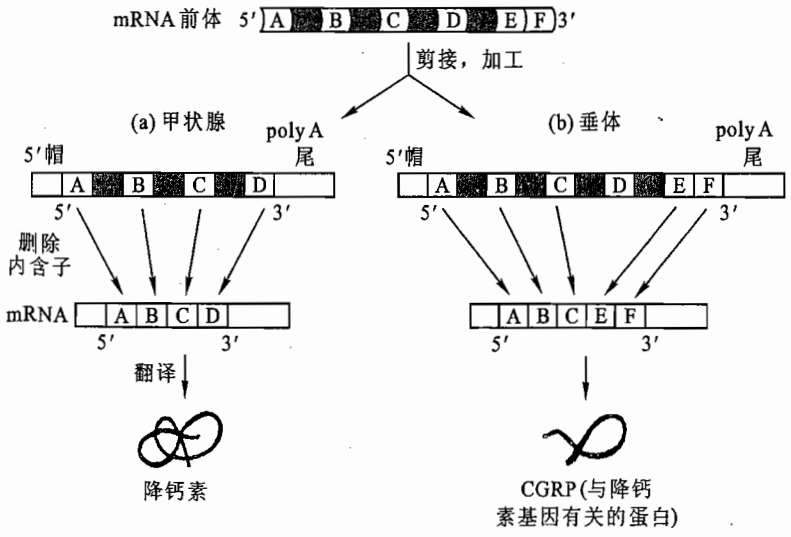


图 22.10 RNA 前体的剪接不同而产生不同的蛋白质

经加“帽”加“polyA”后，由于剪接部分的不同而生成不同的成熟 mRNA，在不同器官中翻译成不同蛋白质的过程。

因此，可以理解，RNA 剪接是基因表达调节的重要环节，通过不同方式的剪接，控制生物体的生长发育。无疑，这是真核生物遗传信息精确而特殊的调节和控制的重要方式之一。

22.4 发育是在基因调控下进行的

22.4.1 果蝇是研究发育的理想的模式生物

通过前面的学习，我们已经具备了基因及其表达调控的基本知识。在此，需要将它们运用于生物学中一个重要的问题——一个单细胞受精卵是怎样发育成为一个复杂的多细胞生物体的。

果蝇是研究发育最为理想的模式生物。人们最早在果蝇中发现基因在多种器官异位表达（ectopic expression）的突变体（见 22.4.3），为发育的遗传分析提供了十分有利的手段。现在，果蝇的一些调控发育的基因已经找到，对其在胚胎发育过程中的作用有了比较深入的了解，很多基因已经被克隆。尤其对果蝇发育的图式形成（pattern formation）有了比较充分的研究。令人感兴趣的还有，发现了一些控制果蝇发育的基因也存在于其他许多生物中，包括人类在内。因此，简略介绍有关果蝇发育调控机制的知识，有助于我们认识生物的个体发育是怎样在基因的调控下进行的，果蝇是如此，其他生物也是如此。

果蝇与其他节肢动物一样，拥有一系列体节，它们构成了身体的头、胸、腹 3 个主要部分。头部体节有复眼、单眼和触角。胸部有 3 个体节，第一胸节只长出腿（足），第二胸节长出腿和翅，第三胸节上长有腿和平衡棒。腹部由 8 个体节构成，最后还有一个生殖节。和其他两侧对称的生物一样，果蝇也有前、后轴和背、腹轴之分。在受精前，果蝇卵细胞中的细胞质便已存在这两个体轴轴向的决定因子。受精后，由基因决定的位置信息（positional information）越来越精细，最终确立了特定数目的体节，开启了每个体节中特征结构的形成。从卵到受精卵到胚胎再经过幼虫发育为成虫，果蝇的个体发育是包含许多步骤的复杂过程。

22.4.2 基因在果蝇胚胎前后轴发育中的作用

在果蝇的早期胚胎发育中，基因表达的级联反应和细胞间的信号传递是决定受精卵的哪一端发育成头部（前端），哪一端发育成为尾部（后端）的重要因素。在母体果蝇的卵巢中，未受精的卵位于卵泡之中，卵泡被一层滤泡细胞（follicle cell）所包被，在卵的一侧有若干滋养细胞（nurse cell）。正如图 22.11 所示，在果蝇胚胎前后轴发育中，首先在卵细胞与滤泡细胞之间发生相互的信号传递。① 卵细胞中第一个被活化的基因所编码的蛋白质作为信号分子离开卵细胞到达临近的滤泡细胞。② 滤泡细胞被刺激后，将开启编码其他蛋白质的基因，产生的蛋白质作为信号分子传回卵细胞。③ 卵细胞从自身的细胞骨架中形成定向排列的微管。滋养细胞分泌 mRNA 到卵的细胞质中。一种 mRNA分子定位在微管的一端，预示着此处将发育成果蝇的头部（前端），称为“头”mRNA。另一种 mRNA 分子，定位在微管的另一端，标志着果蝇尾部的发育，称为“尾”mRNA。有了这两种 mRNA 的定位，受精卵的前后两端就有了两个极点，确定了前后轴的生成。前后体轴的确定，使得背腹轴的确立成为可能。卵细胞受精并经过多次有丝分裂，产生果蝇的胚胎。④ 果蝇胚胎中的“头”mRNA 翻译产生的调节蛋白（BICOID 蛋白）在胚胎的头部聚集，其密度逐渐向尾端降低。这些蛋白的梯度分布成为胚胎发育的重要的位置信息，它依次引发了胚胎核基因表达的蛋白呈与之相对应的梯度分布。⑤ 这些蛋白启动了分节基因（segmentation gene）的表达，确定了⑥胚胎体节的数目和基本图式。已经细分了体节的胚胎经过幼虫阶段发育为成虫⑦，它的体节与胚胎⑥中的体节是一一对应的。

研究发现，“头”mRNA 是由滋养细胞中的 *bicoid* 基因产生，通过胞质桥进入卵细胞中的。值得特别一提的是“bicoid”这个词的含义是“两个尾巴”的意思。如果 *bicoid* 基因突变，雌性纯合突变体胚胎的表型表现为尾—腹—尾结构，胚胎缺少头部和胸部（图 22.12）。这一奇异的表型证实了 *bicoid* 基因产物在确立位置信息，从而在胚胎极性的形成中起了重要的作用。

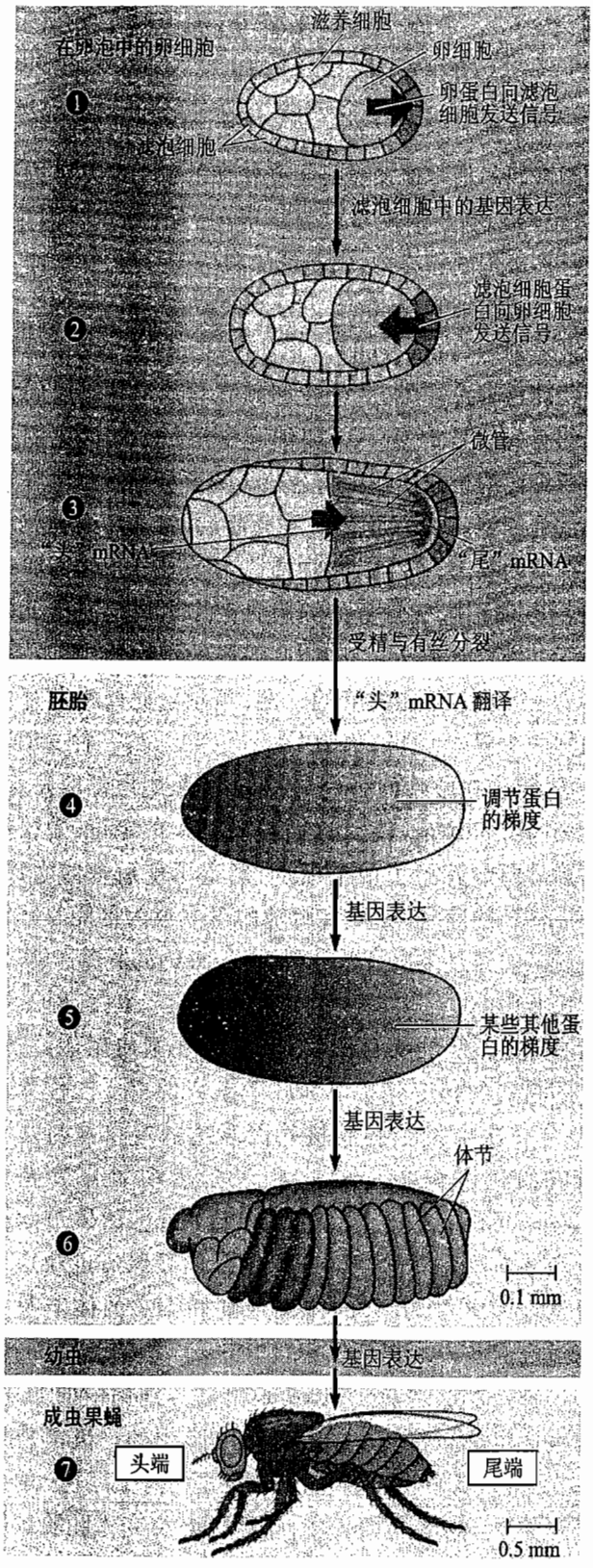


图 22.11 果蝇前后轴早期发育的关键阶段(引自 campbell 1997)

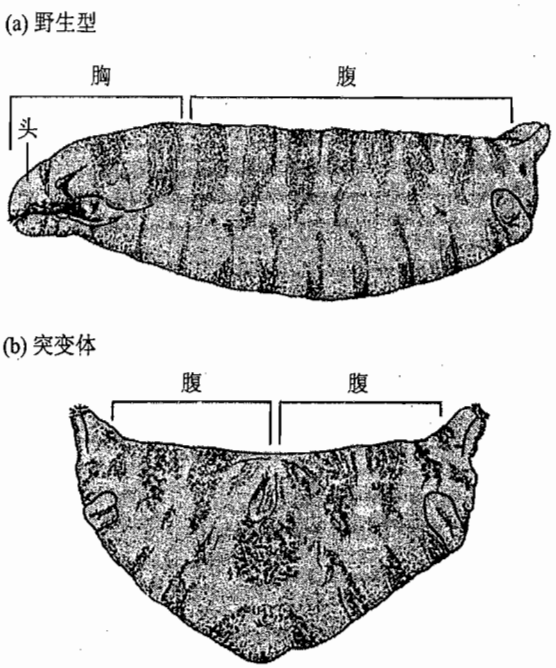


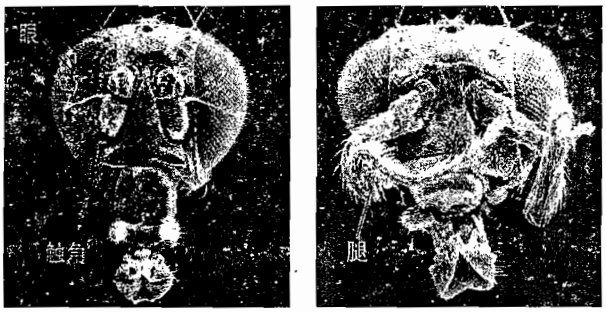
图 22.12 雌性纯合 *bicoid* 基因突变体的畸形胚胎 在该突变体,由于没有母源 *bicoid* 基因的表达,胚胎缺少头部和胸部,表现为尾—腹—尾的结构(引自 Purres 1995)

22.4.3 同源异形基因是发育的主要控制基因

果蝇胚胎的体节划分确定之后,在果蝇的变态期,每一体节的器官及特征结构是怎样由基因决定的?换言之,成虫的触角、腿和翅膀及平衡棒是如何被确定在特定的体节上的?

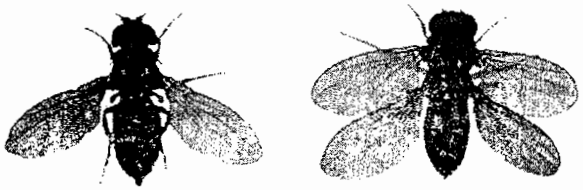
一百多年前,人们就在果蝇中看到了器官异位表达的怪异现象,触角足突变就是一种器官的异位表达。正常果蝇头部正面两眼的内侧有一对触角,而在突变体的头部,原先长触角的部位却长出了两条腿。超双胸突变体也是这类突变体,第 3 体节上的平衡棒为翅所代替。1894 年,遗传学家将这些突变统称为同源异形突变(homeotic mutation)。到了 20 世纪七八十年代,人们对同源异形突变体进行遗传分析时发现,突变后使器官异位表达的基因正是确定每个体节的器官结构的基因,并称之为同源异形基因(homeotic gene)。在体节的划分完成以后(图 22.11⑥),分节基因的产物启动了每一个体节有关的同源异形基因的表达。发育过程中基因表达的级联反应进入了关键的一步:确定每一个体节的特有的器官结构(图 22.11⑦)。研究发现,在果蝇第 3 染色体上有两个区段包含了大部分的同源异形基因。第一区段包含 5 个同源异形基因,称为触角足复合体

(antennapedia complex, Antp-C),这一群基因指令前部胸节和头部体节的特征发育。另一区段是双胸复合体(bithorax complex, Bx-C)包含了3个同源异形基因,它们控制着果蝇后部胸节和腹节的发育。正是由于触角足复合体Antp-C基因发生突变,导致在头节上该长触角的部位长出了腿(图22.13);由于双胸复合体中的超双胸(ultrabithorax, Ubx)基因突变,第3胸节上的平衡棒为翅代替(图22.14)。同源异形基因在染色体上的排列顺序和体节特征结构的空间表达的顺序是相对应的。



正常果蝇的头　　突变体的头

图22.13　正常果蝇和触角足果蝇头部



正常的果蝇　　突变型果蝇

图22.14　正常果蝇和双翅果蝇

综上所述,从卵到成虫,发育是一个连续变化的过程。每一个基因表达的产物都作为转录因子启动下一个基因的表达。这种基因表达的级联反应,一步一步越来越精确地,使果蝇的机体发育的躯体规划(general body plan)显现出来。

近年来,人们发现果蝇的每一种同源异形基因都有一个共同的含180个核苷酸的序列,称为同源异形框(homeobox),编码一个含有60个氨基酸的多肽片段。在其他许多生物的同源异形基因组中也发现了与上述一致或十分相似的同源异形框,在酵母、植物、昆虫、线虫、软体动物、鱼类、蛙、鸟类、哺乳类和人类中都有这种发现。图22.15所示的是两种很不相同的动物果蝇和小鼠的同源异形基因的相似性。图中染色体上的每一个方框代表一个同源异形基因。在果蝇中,这些基因存在于第3染色体上。在小鼠和其他哺乳动物中,这套基因存在于4条不同的染色体上。在这些染色体上的灰度不同的小方块代表在果蝇和小鼠中的非常相似的同源异形基因。注意,两个物种中的同源异形基因在染色体上的排列顺序也是相同的。它们的顺序都和两种动物彼此类似的身体区域的顺序相对应。

迄今已研究过的各种真核生物的同源异形基因都有相似的同源异形框。这种相似性暗示,这些同源异形基因的原始版本在生命史的早期就已经出现,而且在生物进化的漫长时期内一直没有发生明显的变化。这一切说明了生物学中的一个核心理念:在多样性中存在有统一性。

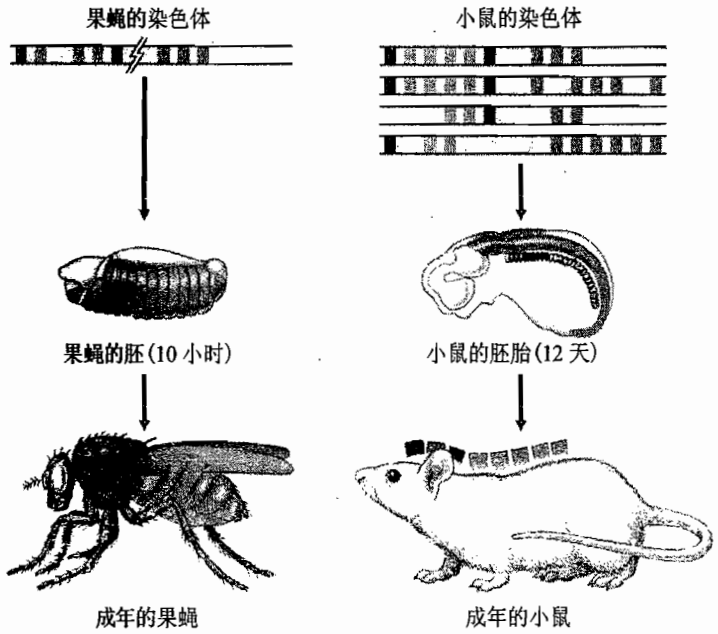


图22.15　两种不同动物中的同源异形基因　图中最上方是果蝇和小鼠的染色体中携带同源异形基因的部分。其中各种不同灰度的小方块代表果蝇和小鼠的非常近似的同源异形基因(DNA序列特别相近)。以下的同样花纹表示这些动物体内由这些基因所控制的部分(引自Campbell-2004)

思考题

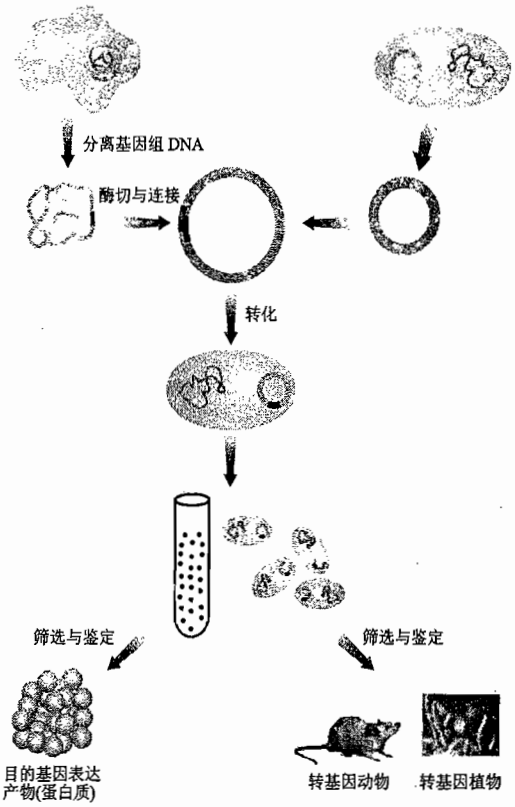
1. 在大肠杆菌乳糖操纵子中,下列基因的功能是什么?

   a. 调节基因 b. 操纵基因 c. 启动基因 d. 结构基因 *Z* e. 结构基因 *Y*

2. 操纵子是由几部分组成的?
3. 乳糖操纵子的工作原理是怎样的?
4. DNA 双链分子是怎样被包装在真核细胞的染色体中的?
5. 果蝇多线染色体上 puff 的形成说明了什么重要的事件?
6. X 染色体失活现象发生在哺乳类动物(包括人类)的什么性别的什么细胞中,失活的机制是什么?
7. RNA 前体的修饰加工体现在几个主要方面?怎样理解这些过程与基因表达调控的关系?
8. 简述果蝇胚胎发育过程中决定前、后轴发育的基因的功能。
9. 什么是同源异形基因?有何特征?

23 重组 DNA 技术简介

23.1 基因工程的相关技术
23.2 基因工程主要的工具酶
23.3 基因克隆的质粒载体
23.4 重组 DNA 的基本步骤
23.5 基因工程的应用及其成果简介
23.6 遗传工程的风险和伦理学问题



基因工程基本程序示意图
(引自戴灼华等,2008)

DNA 重组或基因重组是生物体的细胞内经常发生的生命活动过程,它在生物体的遗传变异和进化过程中具有重要意义。广义的基因重组可分为 3 个水平:整体水平,如生物的有性杂交;其次是细胞水平,如细胞融合等;其三是分子水平,如一个生物体的基因插入另一生物体的 DNA 中。早在 1972 年,Berg 和他的同事将 λ 噬菌体基因和大肠杆菌乳糖操纵子插入猴病毒 SV40 DNA 中,首次构建出同时含有 SV40 和 λ 噬菌体的 DNA 的重组体(recombinant)。狭义的或人们目前所普遍接受的基因重组概念主要指后者。

随着生命科学,尤其是生物化学和遗传学的发展,在 20 世纪 70 年代诞生了重组 DNA(recombinant DNA)技术。由于该技术包括用分离纯化或人工合成的 DNA(目的基因)在体外与载体 DNA 连接成重组体,并将重组体转化宿主细胞(细菌或其他细胞),进而筛选出能表达重组 DNA 的活性宿主细胞,再使之繁殖和扩增,直至表达出目的基因所编码的多肽等一系列操作过程,该过程类似一个连续、复杂的工程,故将 DNA 重组技术称为遗传(或基因)工程(genetic

engineering)，又可称为基因克隆(gene cloning)或分子克隆(molecular cloning)。克隆(clone)是指无性繁殖系，即由一个细胞经过无性繁殖后所形成的子代群体。在基因工程中，克隆即是指含有单一 DNA 重组体的无性系或指将 DNA 重组体引入宿主细胞中建立无性系的过程。所以，将 DNA 的限制酶切片段(或一个基因)插入克隆载体，导入宿主细胞，经过无性繁殖，获得相同的 DNA 扩增分子的过程即为 DNA 克隆(或基因克隆)。

基因工程技术的重要步骤之一是构建 DNA 重组体，之二是 DNA 重组体的扩增和表达。上图简要显示了基因工程的基本程序。

基因工程的目的是按人们的意图生产基因产物，制取某些 DNA 片段和 DNA 探针(DNA probe)用于基因诊断和基因治疗；通过插入、替换等方法改造基因，探讨基因的结构和功能。基因工程的蓬勃发展标志着人类已经进入设计和创造新基因、新蛋白质和生物新性状的时代。

23.1 基因工程的相关技术

基因工程的常用实验方法除了密度梯度超速离心和核酸电泳技术之外，无疑还应包括一系列现代分子生物学的新技术和新方法，基因工程的核心技术是 DNA 分子的切割与连接。而与核酸的分子杂交的相关操作以及聚合酶链(式)反应等实验操作则是 DNA 重组技术的基础。本书简要说明其基本原理与方法如下。

1. DNA 的变性与复性

凡是破坏 DNA 双链的氢键和疏水作用的因素，如加热(超过 70℃)、极端的 pH、有机溶剂等，都能导致 DNA 配对的碱基间氢键断裂，使双螺旋的两条链完全分开成单链，这种双链分开的过程称变性(denaturation)或称熔解(melting)。变性 DNA 在适当条件下(如果降低温度)，两条彼此分开的链又可重新缔合成为双螺旋结构的过程称为复性(renaturation)。事实上，不同来源的任何两个互补核酸序列也能通过退火相互缔合形成双链分子，这个双链分子称为杂交分子(hybrid)，杂交分子的形成过程称为杂交(hybridization)。杂交分子既可以在两条 DNA 分子之间(DNA/DNA)，两条 RNA 分子之间(RNA/RNA)，也可在一条 DNA 和一条 RNA 分子之间(DNA/RNA)形成。

2. 分子探针寻找特定基因

以分子杂交为基础的技术均用探针(probe)来检测具有互补序列的核酸序列。探针既可以是克隆的或 PCR 扩增的 DNA 分子，也可以是人工合成的寡聚核苷酸或经体外转录的 RNA 分子。探针必须是纯一的，不含有其他不同的核酸。探针必须为单链分子，双链的 DNA 探针在应用前必须变为单链，原为单链的寡聚核苷酸和 RNA 探针的 RNA 分子无需变性处理即可使用。例如，我们已知一个假想的基因 *A* 上具有核苷酸片段 TAGGCT，合成一段短的 RNA 分子探针，并用放射性同位素标记，该探针具有互补序列 AUCCGA(图 23.1)。

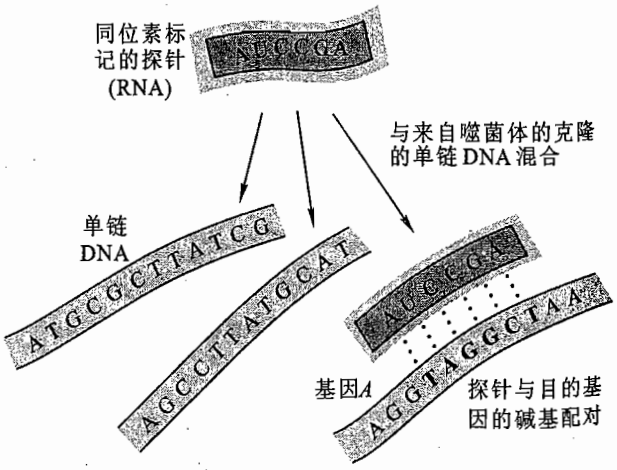


图 23.1 用 RNA 探针探查基因(改绘自 Campbell，1997)

图 23.1 显示了一个 RNA 探针分子是怎样工作的。当探针与从细菌或噬菌体克隆中提取的 DNA 样本单链 DNA 结合的时候，具有放射性的 RNA 会与正确的目的基因 *A* 中的互补序列 TAGGCT 通过碱基配对原则形成双链。一旦带有目的基因的克隆被识别，基因 *A* 就可以被分离出来。

3. Southern 印迹与 Northern 印迹

前者可以检测特定的 DNA 序列，用于分析基因的结构。Northern 印迹是用来确定不同类型细胞中哪一

类基因是活跃表达的。从细胞中分离的 RNA，包括所有的活性基因转录的 mRNA。Northern 印迹可为细胞中基因的选择性表达、表达量及 mRNA 的大小提供有价值的信息。

4. 原位杂交

原位杂交(*in situ* hybridization)可以检测完整细胞中的核酸序列，确定具有不同类型细胞的组织中特定 mRNA 在单个细胞中表达的情况。首先获得某种组织的显微切片，然后将探针加入载玻片上的细胞中，探针分子进入细胞质，并与靶 mRNA 形成杂交分子。将组织切片置于显微镜下进行观察。杂交分子可通过探针的标记物和细胞内的染色区进行检测。

由原位杂交发展而来的荧光原位杂交(fluorescent *in situ* hybridization，FISH)方法，则是用荧光染料标记探针直接与细胞中染色体(预先变性的)进行杂交来确定基因在染色体上的特定位置。该技术在基因定位与作图中有特殊的应用价值。

5. 聚合酶链(式)反应

聚合酶链反应(polymerase chain reaction，PCR)

这是一种在体外模拟发生于细胞内的 DNA 快速扩增特定基因或 DNA 序列的复制过程的技术。运用 PCR 方法在小试管(Eppendorf 管)中建立反应体系，只需数小时，在特制的 PCR 仪上就可将极微量的目的基因(或某一特定的 DNA 片段)扩增数十万乃至数亿倍份拷贝。

双链 DNA 模板分子在高温(临近沸点)下变性，双链被解开成为两条单链 DNA 分子；DNA 聚合酶(Taq DNA 聚合酶)以单链 DNA 为模板，并利用反应体系中的 4 种脱氧核苷三磷酸(dATP，dTTP，dGTP 和 dCTP，统称为 dNTPs)合成新的 DNA 互补链。在此过程中，DNA 聚合酶还需要有一小段双链 DNA 作为引物来启动("引导")新链的合成。

一般情况下，PCR 由以下 3 个基本反应组成：

(1) 高温变性　待扩增的 DNA 样品及其反应体系在 95℃高温加热 1 min，使双链 DNA 变成单链模板 DNA。

(2) 低温退火(annealing)　降低反应温度(约 55℃)1min，使引物与 2 条单链 DNA 模板发生退火作用，并结合在靶 DNA 区段两端的互补序列的位置上。

(3) 适温延伸(extension)　将反应体系的温度上升到 72℃保温数分钟。在 DNA 聚合酶作用下，dNTPs 分子便从引物的 3′端加入并沿着模板 DNA 分子按 5′→3′方向延伸，合成新的 DNA 互补链(图 23.2)。

如此反复加温冷却，只要有聚合酶和足够的 4 种脱氧核苷三磷酸，PCR 反应的全过程就可以不断重复，经 20～30 个循环之后，就可以大量产生特定的 DNA

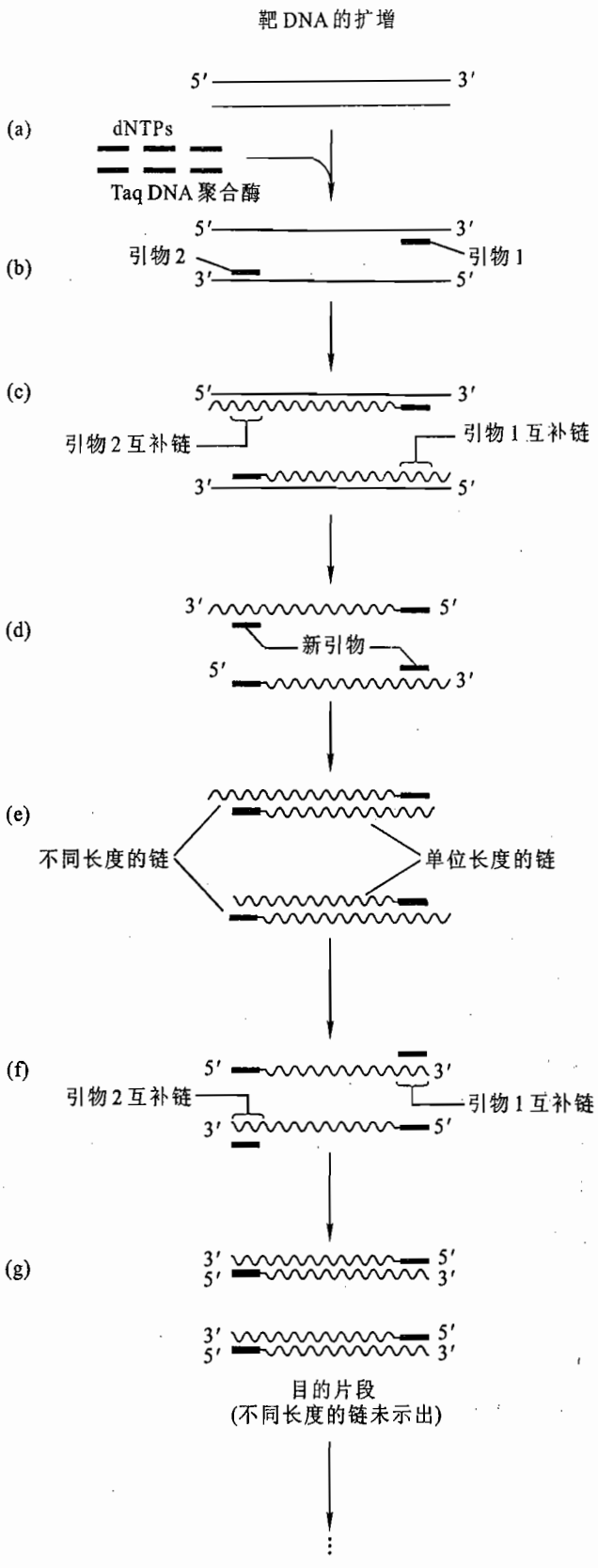


图 23.2　PCR 反应示意图(改绘自吴乃虎，1998)

分子,其扩增的拷贝数,理论上的最高值应是 2^n。

23.2 基因工程主要的工具酶

基因的分离与重组、DNA 分子的体外切割与连接是重组 DNA 技术的重要环节,它涉及一系列相互关联的酶促反应。多种核酸酶在基因克隆中都有广泛的用途,而内切核酸酶、DNA 连接酶的发现与应用为基因工程技术的建立与发展产生了决定性作用。本小节将简要说明工具酶的性质与作用原理。

23.2.1 限制性内切核酸酶

限制性内切核酸酶(restriction endonuclease)是一类在特定的 DNA 位点(site)切断 DNA 的酶。又称限制酶或限制性内切酶。限制酶能水解 DNA 分子骨架的磷酸二酯键,将一个完整的 DNA 分子切割成若干片段,如同一把基因操作的"手术刀"。

限制性内切核酸酶现已发现和鉴定出了 200 多种,可分为 I 型、II 型和 III 型,在体外重组 DNA 的研究中,用途最广的是 II 型酶,通常所指的限制酶即这类酶。

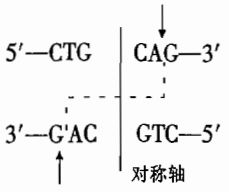
II 型限制酶在 DNA 双链分子上有特异性的识别序列,酶切位点就在其识别序列内,识别序列最常见的是由 4 个或 6 个核苷酸对所组成,8 个或更多个核苷酸对的识别序列较罕见。识别序列又称靶序列。限制酶有两种方式切割 DNA:一种方式是两条链上的断裂位置是交错的,但又是围绕一个轴线对称排列的,其结果产生两个互补的单链末端,这种单链末端由于可以互补成双链结构,所以称为黏性末端(sticky end)。

例如 *Pst* I 的识别序列是

5′—CTGCAG—3′

3′—GACGTC—5′

其酶切位点在识别序列内部的 3′端的 G 处,即



Pst I 酶切产生的是 3′端互补的单链末端(黏性末端,3′端突出):

5′—CTGCA—3′ + 5′G—3′

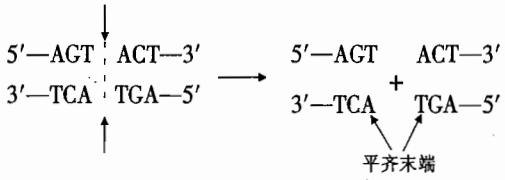
3′—G5′ 3′ACGTC—5′

另一种切割方式是平端切割,即在识别序列内同一位置上的核苷酸处进行切割,产生的 DNA 片段不带黏性末端而是没有单链突出的平齐末端(blunt end),例如,*Sca* I 限制酶的识别序列是

5′—AGTACT—3′

3′—TCATGA—5′

其酶切位点在 T、A 之间:



23.2.2 DNA连接酶

DNA 连接酶(DNA ligase)是一种能够催化 DNA 中相邻的 3′-羟基(3′-OH)和 5′-磷酸基(5′-P)末端之间形成磷酸二酯键并把两段 DNA 拼接起来的核酸酶。

DNA 连接酶能够封闭 DNA 双螺旋骨架上的切口(nike)而不能封闭缺口(gap),也就是说当 3′-OH 和 5′-P 彼此相邻,而它们又是各自位于互补链上互补碱基配对的两个脱氧核苷酸的末端时,DNA 连接酶才可弥合这个切口。当双链 DNA 中某一条链由于缺失一个或几个核苷酸造成单链断裂,出现缺口时,DNA 连接酶无法连接这样的单链片段(图 23.3)。

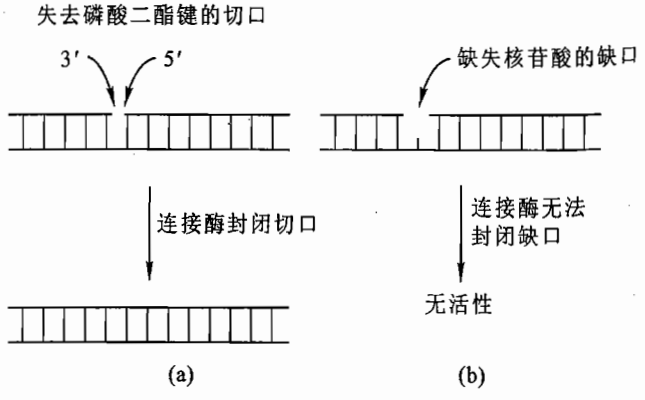


图 23.3 DNA 连接酶的活性 (a) 具有 3′-OH 和 5′-P 基因的一个切口被 DNA 连接酶封闭。(b) 缺失一个或数个核苷酸的缺口,DNA 连接酶不能将它封闭(引自吴乃虎,1998)

将不同来源的 DNA 片段(由限制酶酶切产生的)组成新的杂种 DNA 分子,必须将它们彼此连接并封闭起来。目前已有 3 种方法用来在体外连接 DNA 片段,其一是用 DNA 连接酶连接具有互补黏性末端的 DNA 片段(图 23.4);其二是用 T4 DNA 连接酶直接将具有平齐末端的 DNA 片段连接,或是用末端脱氧核苷酸转移酶给具有平齐末端的 DNA 片段上加上 poly(dA)-poly(dT)尾之后,再用 DNA 连接酶将其连接起来;其三是先在 DNA 片段末端加上化学合成的衔接物或接头,使之形成黏性末端之后,再用 DNA 连接酶连接。3 种方法的共同特点是利用 DNA 连接酶所具有的连接和封闭单链 DNA 的功能。

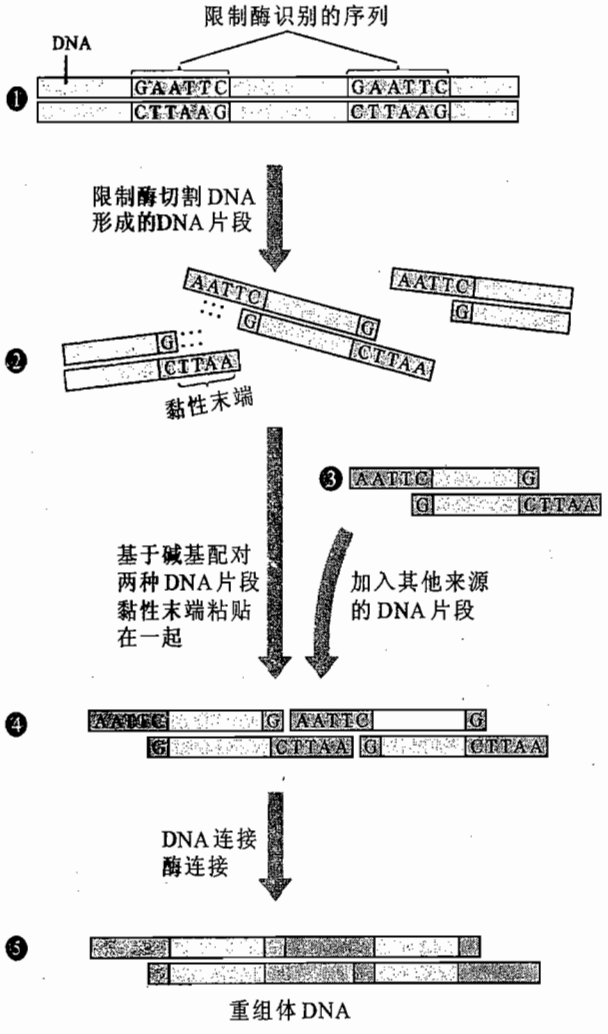


图 23.4 DNA 限制酶与连接酶的作用(引自 Campbell,1997)

23.2.3 反转录酶

反转录酶(reverse transcriptase)是从反转录病毒中制备得到的,该酶能以 DNA 或 RNA 为模板,以具有 3′-OH 的 DNA 或 RNA 为引物,从 5′→3′聚合生成 DNA 链。此外,这种酶还具有核酸酶 H(RNAase H)活性,专一地从 5′→3′或 3′→5′以外切方式水解 DNA/RNA 杂交分子中的 RNA 链。

反转录酶可用于合成同位素标记核酸作杂交用的探针,而最主要的用途是从 mRNA 反转录合成互补 DNA(cDNA)。

此外,在基因工程的操作中,除了限制酶、DNA 连接酶、反转录酶之外还需要许多其他工具酶,如 DNA 聚合酶、外切及内切核酸酶等,如果需要学习,请参阅有关专著。

23.3 基因克隆的质粒载体

载体(vector)是一种可将外源 DNA 片段送入宿主细胞进行扩增或表达的运载工具,这种工具也是一个 DNA 分子。前者是克隆载体,克隆了外源 DNA 后,转入宿主细胞中进行增殖,使克隆的 DNA 片段大量扩增。后者称为表达载体,这种载体是将外源基因或 DNA 片段在宿主细胞中表达产生蛋白质。常用的克隆载体可分为 3 类,即质粒、噬菌体及病毒。本章重点讲述质粒载体。

质粒(plasmid)是一些在细菌中独立存在于其染色体之外的,能够自主复制的小型双链环状 DNA 分子,只有酵母中的杀伤质粒(killer plasmid)是 RNA 分子。

作为高质量的克隆载体的质粒必须具有如下特性:

(1) 具有复制起点　这是质粒在宿主细胞内有自主复制能力的基本条件。在一般情况下,一个质粒只有一个复制起点。

(2) 携带易于筛选的选择标记　例如,带有两种抗生素抗性基因(氨苄青霉素抗性基因和四环素抗性基因),以便为宿主细胞提供易于检测的表型作为选择记号。

(3) 具有多种限制酶的单一识别位点,以供外源基因的插入。

(4) 具有较小的相对分子质量和较高的拷贝数。

(5) 有安全性　作为克隆载体应当只存在有限范围的宿主;在体内不进行重组;不会发生转移;不产生有害性状;不会离开宿主而自由扩散。因而是相对安

全的。

例如:质粒载体 pBR322 是研究得最多,使用最早且应用最广泛的大肠杆菌质粒载体之一。

质粒 pBR322 的大小为 4 361 bp,相对分子质量较小是它的第一个优点。优点之二是它带有一个复制起(origin of replication,ori),保证了该质粒只在大肠杆菌的细胞中行使复制的功能。具有两种抗生素抗性基因,可作为易于检测的选择标记是它的第三个优点。pBR322 质粒载体的第四个优点是具有较高的拷贝数,经过氯霉素扩增之后,每个细胞中可累积1 000 ~ 3 000 份拷贝,该特性为重组体 DNA 的制备提供了极大的方便。

除 pBR322 质粒载体外,常用的克隆载体还有 pUC 系列质粒载体和噬菌体及病毒。在大肠杆菌中进行分子克隆时,常用的载体除了质粒外还有 λ 噬菌体及 M13 等种类繁多的载体。

23.4 重组 DNA 的基本步骤

23.4.1 获得目的基因

基因工程的第一步是取得目的基因。目的基因可以从以下几个途径获得:

1. 限制性内切酶酶切产生待克隆的 DNA 片段

从不同生物体中分离到的 DNA 片段一般都很长,不适于直接克隆。大量的、专一性各异的限制酶为 DNA 片段的切割提供了很大的选择性。对载体 DNA 也同样作限制酶酶切的处理后,两者方可直接用于连接反应。限制酶对 DNA 的切割方式有两种,一种是完全酶切,一种为部分酶切。限制酶的完全酶切(降解)是用识别序列为 6 个核苷酸的限制酶使 DNA 完全降解,所产生的酶切片段重复性好,能得到特征性的酶切图谱。如果碱基排列顺序是随机的,而且每种碱基出现的频率相同,则在理论上讲,每 4^6(4 096)个核苷酸就有一个切点,将产生大量的 DNA 片段。所得到的片段往往可包括完整的基因,则可选择特定的所需要的基因供克隆使用,这种用限制性内切核酸酶对生物体基因组 DNA 酶切,不经过凝胶电泳分离就直接用来同载体分子作连接反应的克隆方法称为鸟枪法(shot-gun method)。限制酶的部分酶切是用识别 4 核苷酸序列的限制酶使 DNA 降解,则平均每 4^4(256)个核苷酸有一个切点,产生的片段太小,以致往往使一个基因分成几个片段。然而,如果对基因组 DNA 作部分酶切则可以得到随机切断的各种大小的 DNA 片段,将提供尽可能多的完整的基因片段。构建基因文库常常采用此法降解 DNA。

大量的、代表某生物体整个基因组的 DNA 片段(包括目的基因在内的)插入到载体 DNA(如 pBR322)中,转化大肠杆菌后收集在一起作永久保存的遗传物质库,称作基因文库(gene library)。利用基因文库就可进一步筛选和鉴定目的基因。

2. 人工合成 DNA

DNA 化学合成技术的发展特别是 DNA 合成仪的研制成功,使得合成一个为多肽编码的基因成为可能。迄今已人工合成了一系列编码多肽和蛋白质的基因并得到表达,如人胰岛素 A 链和 B 链的基因、干扰素基因等。化学合成法一次不能合成太长的片段,15 ~ 30 bp的片段效果最好,对于较大的基因则可采用分段装配法,使已合成的小片段相互黏接而连成完整的基因。但是,人工合成目的基因的先决条件是基因的核苷酸序列是已知的。

3. 反转录酶酶促合成法

该途径是一种克隆繁殖已知组成和功能的 DNA 片段。因为许多真核生物的基因是断裂的,用上述方法处理 DNA 时,很难得到一个有功能的 DNA 片段的克隆。如果目的基因比较大,人工合成有困难,从组织中分离提取也不容易,则可利用反转录法获得目的基因。亦即为了克隆编码某特异多肽的 DNA 序列,可用该多肽的 mRNA 为模板,在反转录酶的作用下,反转录成该多肽 mRNA 的互补 DNA(complementary DNA,cDNA);再以 cDNA 为模板,在反转录酶或 DNA 聚合酶 I(或其 Klenow 片段)作用下,最终合成编码该多肽的 DNA。

通过上述途径,可以构建包含所有基因编码序列的 cDNA 文库,供进一步研究应用。

4. 聚合酶链(式)反应扩增特定的基因片段

PCR 扩增 DNA 的专一性片段取决于两个寡核苷酸引物,它们务必位于待扩增片段两端,分别与两条互补链杂交。由于引物是定向的,所以由高温 DNA 聚合酶能催化合成两个引物之间的区域。经 PCR 体外扩增的片段可再经克隆作进一步分析,也可直接纯化作为各种探针。

23.4.2 DNA分子的体外重组

已制备的目的基因(或外源 DNA),如果没有合适的载体的协助,很难进入受体(宿主)细胞,即使能进入,往往也不能进行复制和表达。重组 DNA 分子(或称重组子)就是将外源 DNA(目的基因)插入载体,使两种 DNA 分子连接起来。这便是基因工程的第二个重要步骤。

体外重组连接的常用方法有:

(1) 黏性末端连接法　选择同一种(或 2 种)限制酶消化载体和外源 DNA 分子,可产生相同的黏性末端,这些黏性末端能退火互补,然后用 DNA 连接酶将断端封口,即可获得重组 DNA 分子。

(2) 平齐末端连接法　用化学合成法、逆转录酶酶促合成法获得的 DNA 片段或 cDNA 片段,以及某些限制酶酶切产生的 DNA 片段,均为平齐末端。固然平齐末端可用 T4 DNA 连接酶连接,但所需底物的浓度高,连接效率低。因此通常要将平齐末端改造成黏性末端后再行连接。改造的方法是加人工接头或加尾。

23.4.3 重组 DNA分子引入宿主细胞和筛选鉴定

首先将重组 DNA 分子引入宿主细胞,然后对含有重组 DNA 的阳性细菌克隆进行鉴定和筛选。这便是基因工程的第三个重要步骤。

1. 重组 DNA 引入宿主细胞

常用的原核生物宿主细胞主要是 *E. coli* 细胞,另外还有枯草芽孢杆菌以及真核生物的酿酒酵母。由于它们具有生长迅速、极易培养、能在廉价培养基生长,以及其遗传学和分子生物学背景十分清楚等突出优点而成为当前基因工程被广泛应用的重要克隆载体宿主。图 23.5 显示了自目的基因的制备、克隆载体的选择、DNA 重组、重组 DNA 引入宿主细胞的全过程。

2. 重组体克隆的筛选与鉴定

运用插入灭活法(insertion inactivation)筛选并鉴定重组体。pBR322 质粒有四环素抗性基因(Tet^r)和氨苄青霉素抗性基因(Amp^r)。只要将转化的细胞培养在含有四环素或氨苄青霉素的生长培养基中,便可很容易地检测出获得了此质粒的转化子细胞,详见图 23.6。

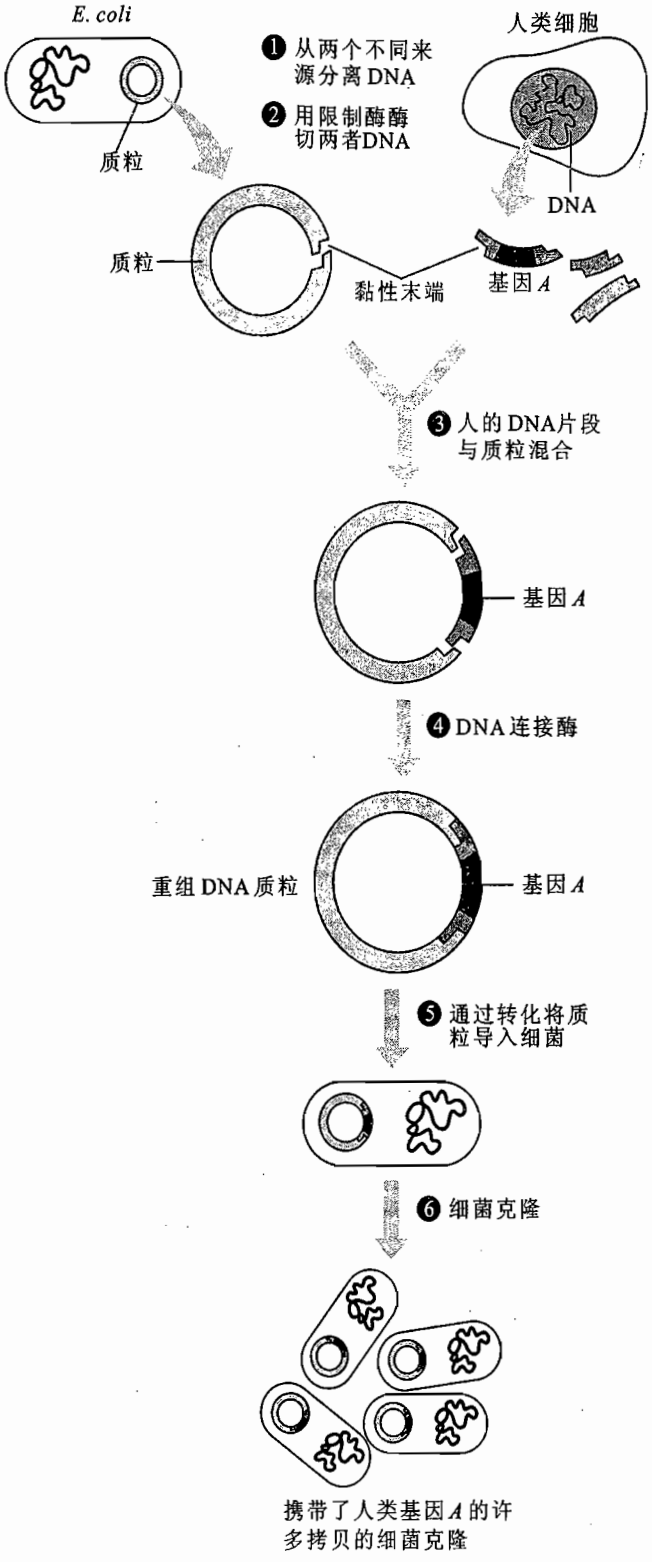


图 23.5　在细菌质粒中克隆基因(引自 Ccmpbell 等,1997)

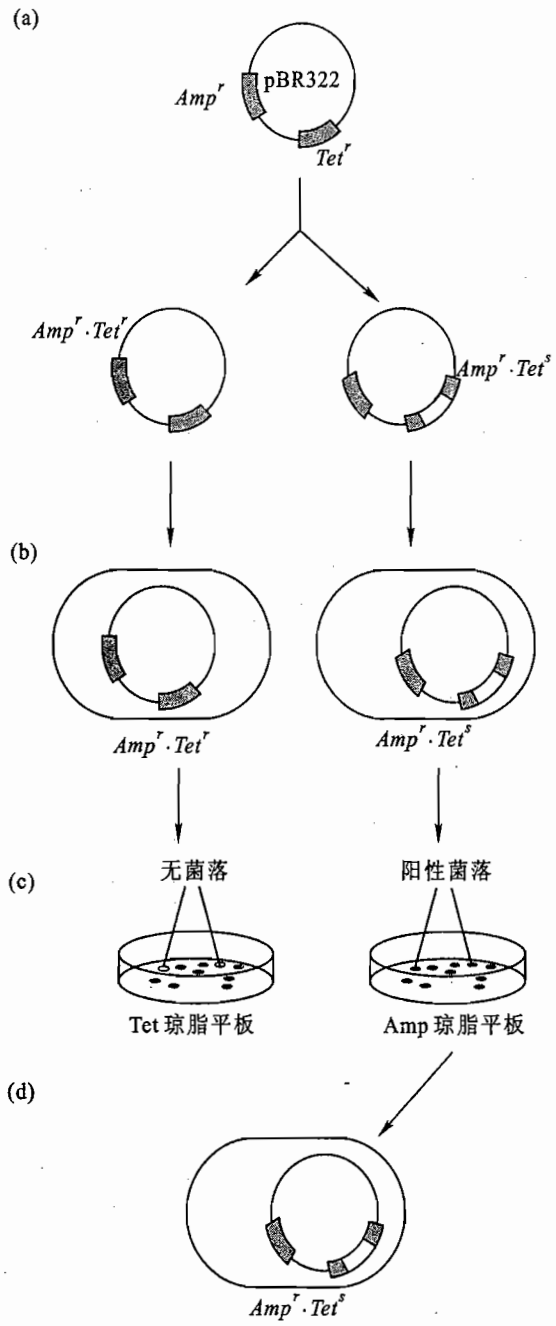


图 23.6 应用插入失活分离转化子 (a) 外源 DNA 插入 pBR322 质粒 Tet^r 基因的编码序列内,使该基因失活。(b) 体外重组反应混合物转化给大肠杆菌 Amp^r Tet^r 菌株,并涂布在 Amp 琼脂平板上,凡获得了 pBR322 质粒和重组质粒(Amp^r Tet^r)的宿主细胞都可长成菌落。(c) 将 Amp 琼脂上的菌落原位影印在 Tet 琼脂平板上生长,对比这两个平板的菌落生长情况,凡在 Amp 平板上能够生长而在 Tet 平板上不能生长的菌落属于带有重组体质粒的转化子克隆。(d) 挑出这种阳性克隆,扩增分离带有外源 DNA 插入片段的重组质粒(仿自吴乃虎,1998)

23.5 基因工程的应用及其成果简介

自 20 世纪 70 年代初期重组 DNA 技术问世以来,基因工程无论在基础研究领域,还是在生产实际应用方面,都已取得了令人瞩目的成就,它不仅使整个生命科学的研究发生了前所未有的深刻变化,而且也为工、农业生产和医学研究带来了不可估量的影响。

1. 生产新型疫苗、胰岛素和人的生长激素

基因工程技术的应用替代了费用昂贵且常有危险性的传统工艺,生产更有效而安全的,可防治人、畜共患的传染性疾病的新型疫苗,其中,用酵母菌生产的人乙型肝炎病毒(hepatitis B virus,HBV)疫苗就是第一个真核细胞基因工程的商业化产品。

HBV 的被膜中所含的主要病毒抗原称为乙肝表面抗原(HBsAg),其相对分子质量为 2.54×10^7,是由 *s* 基因编码。20 世纪 80 年代初 P. Valenzuela 等将 *s* 基因的一个 835 bp 片段克隆到一种表达载体上,结果在酵母中合成了 HBsAg 颗粒。经纯化后,注射到黑猩猩体内,可使其对有活性的乙肝病毒的感染产生完全的抗性。我国采用哺乳动物表达系统和重组疫苗表达系统也进行了乙肝疫苗的研制,其免疫效果已超过血源疫苗的效果。

胰岛素(insulin)是在胰脏的胰岛中产生的一种小分子蛋白质,它能提高组织摄取葡萄糖的能力,具有降低血糖的作用,可用于治疗人的糖尿病。

1977 年 Gilbert 等人将鼠的胰岛素基因转移到 *E. coli* 中表达成功。1978 年 Itakuna 等人用人工合成的胰岛素基因与 pBR322 质粒载体构成重组体,转染大肠杆菌,成功地生产出人的胰岛素。目前,用 2 000 L 细菌培养液,就能提取 100 g 胰岛素,相当于从 1 t 猪胰脏中提取的产量,而前者比后者便宜 50%,这项技术的应用为全世界数千万糖尿病患者带来了福音。

1979 年美国加州大学和南旧金山基因技术公司用基因工程技术生产了人生长激素。用化学方法先合成生长激素基因的 5′端 69 个碱基,其余部分用酶促合成,然后将两个片段连接起来,通过载体引入大肠杆菌中并表达。基因工程生产的人生长激素已于 20 世纪 80 年代投放市场,从而使得 225 kg 细菌的发酵液相当于从 6 万个人体的脑下垂体中提取的生长激素的产量。

此外,1980 年获得了人白细胞干扰素基因克隆和表达产物。1981 年抗口蹄疫的基因工程抗原研制成功。目前,利用基因工程生产的人类蛋白质药物已达 10 多种。

2. 动物基因工程与畜禽品种改良

动物基因工程的应用一方面是从育种角度出发用于改造畜、禽的品质;另一方面是作为动物的生物"反应器",用于生产人们所需要的活性物质如动物生长激素、抗体等。例如我国的朱作言院士 1985 年在国际上第一次将小鼠金属硫蛋白基因(*MT*)的启动子和人的生长激素基因(*hGH*)的融合基因用显微注射技术注入金鱼受精卵中,获得转基因鱼。进一步将人生长激素基因引入鲫鱼、红鲤等鱼类中,得到相应的转基因鱼。经放射免疫检测,人生长激素基因不仅在转基因鱼体内正常表达,生长速度明显加快,而且生长激素基因能够稳定地传给后代。此后,人们分别将 *MT/hGH* 融合基因、*MT/bGH*(bGH 为牛的生长激素)融合基因注入猪受精卵的雄原核内,再将这些受精卵移植入假孕母猪,获得转基因猪,育成了生长发育快、肉质好的瘦肉型新猪种。

利用转基因动物将它作为专门生产一些特殊药物的生物"反应器"。近年来,在绵羊等大型哺乳动物的乳汁中产生药用蛋白质的研究已取得显著进展。20 世纪 90 年代初,G. Wright 等人成功地培育出一种能在其乳腺中分泌 α-1-抗胰蛋白酶(α-1-antitrypsin, ATT)的转基因绵羊。应用转基因羊(或牛)的乳汁制备这种药用蛋白,能够十分经济地提供治疗慢性肺气肿的药物。

表 23-1 显示了利用生物体当作反应器生产人类蛋白质药物的部分产品。

3. 在遗传病的基因诊断和基因治疗中的作用

所谓基因治疗(gene therapy),是指向受体细胞中引入具有正常功能的基因,用以纠正或补偿基因的缺陷,或是利用引入基因以杀死体内的病原体或恶性细胞。将基因导入体细胞称为体细胞基因治疗。1990 年美国开始了首例临床基因治疗,患者由于腺苷脱氨酶(ADA)缺乏,使 T 淋巴细胞因代谢产物的累积而死亡,从而造成严重的联合性免疫缺陷症(SCID)。研究者将克隆的腺苷脱氨酶基因(*ada*)导入患者淋巴细胞,经过体外培养,淋巴细胞可以产生腺苷脱氨酶,然后再将这种淋巴细胞转入患者的体内,使患者症状明显缓解,取得了令人鼓舞的治疗效果。其后,在囊性纤维化、肿瘤、艾滋病等疾病的基因治疗中也进行了有益探索。我国 1991 年首例血友病 B 的基因治疗也获得了满意的结果。

表 23-1 利用基因工程研制的人类蛋白质若干药物

蛋白名称	反应器	用途
尿激酶 (urokinase)	大肠杆菌	溶栓剂
α-1-抗胰蛋白酶 (α-1-antitrypsin)	哺乳动物细胞	治疗肺气肿
促红细胞生成素 (erythropoietin)	哺乳动物细胞	治疗贫血
凝血因子Ⅶ、Ⅷ、Ⅸ	哺乳动物细胞	促进血凝
组织纤溶酶原激活剂 (tissue plasminogen activator, tPA)	哺乳动物细胞	溶栓剂
表皮生长因子 (epidermal growth factor, EGF)	大肠杆菌	促进伤口愈合
人生长激素 (human growth hormone, GH)	大肠杆菌	促进生长
胰岛素(insulin)	大肠杆菌	治疗糖尿病
干扰素(interferon)	酵母菌	抗病毒、抗肿瘤
白细胞介素 (interleukin)	大肠杆菌	激活、刺激各类白细胞
集落刺激因子 (colony stimulating factor, CSF)	哺乳动物细胞	治疗感染和肿瘤
肿瘤坏死因子 (tumor necrosis factor)	大肠杆菌	抗肿瘤
乙肝疫苗 (hepatitis B)	酵母菌	预防乙型肝炎

与体细胞基因治疗相比,生殖系(种系)基因治疗更有争议。它包括改变性细胞即精子和卵子中的基

因,从而将改造后的 DNA 遗传给子孙后代。种系基因治疗将会使人们永远摆脱家族性遗传紊乱成为可能。但是,人们关注的是:新生基因对胎儿发育的潜在性破坏作用;在没有任何安全保障的情况下,改变未来后代的基因所带来的伦理问题,等等。

基因诊断是指在产前通过检查羊水细胞或绒毛膜组织等手段来诊断多种单基因或多基因遗传病,如镰形细胞贫血症、地中海贫血症、先天愚型、血友病及进行性(杜氏)肌营养不良等遗传病的基因诊断正在深入研究中,在此过程中,基因工程的产物——DNA 探针发挥了重要作用。

23.6 遗传工程的风险和伦理学问题

不言而喻,从遗传上改变生物体,一般会带来巨大的潜在利益。但是,科学家认识到这种新技术的巨大作用的同时,也注意到了对人类带来的潜在威胁。早期的注意力集中在遗传工程可能会制造出新的危险的病原微生物;当把癌基因注入细菌或是病毒中的时候又将会发生什么呢? 于是,与遗传工程成果广泛应用的同时,潜在的风险和伦理学问题出现在人们面前。

安全措施之一是制定一系列严格的实验室操作规定,保护研究者们免受工程微生物的感染和致病微生物偶然被遗留在实验室中所带来的严重威胁;必须规定用于 DNA 重组实验的微生物都应该是遗传上具有缺陷的,以保证它们不能在实验室以外的环境中存活;最后,必须禁止进行那些具有明显危险性的实验。

例如,早期被设计出来的,能够保护农作物免受冰雹损伤的微生物——"驱寒"工程菌(Frostban)在室外实验时可能存在危险。直到安全测试最终在指定地点顺利完成后,Frostban 才被允许在商业中流通。

现在,全世界很多政府官员和经销商都在关注工业、医药和农业中生物技术的应用,以保证新的产品及其制造过程的安全性。

一个范围更大的伦理学问题是:我们应该怎样使用这种曾经只属于自然的伟大力量——人为制造新的微生物、植物甚至动物? 有些人可能会问:我们拥有改变其他物种的基因或者是在原本和谐的自然环境中加入新的物种的权力吗? 基因工程创造的农作物能够抵御化学除草剂,可能使农民能够选用比现有除草剂更为安全的新型除草剂,但是,这些新的化学物质被广泛使用的时候,会不会产生对环境的破坏呢? 重组 DNA 技术向我们打开的另一扇门就是人类的基因治疗。医学研究者已经在针对特定遗传疾病的基因治疗实验中取得了一定的成功。当基因治疗成为现实以后,将产生怎样的关于安全和伦理学的问题?

重组 DNA 技术促使 DNA 测序方法发生了巨大变革,使我们能够在有生之年看到人类的整个基因组,那么这些信息的用途将是什么呢? 我们将在下一章讨论。

思考题

1. 什么是 DNA 的变性与复性,分子杂交的原理是怎样的?
2. PCR 技术的基本原理是什么?
3. 限制酶酶切 DNA 有几种方式? 平末端与黏性末端是怎样产生的? 举例说明。
4. 作为克隆载体的质粒应具有什么特性,为什么?
5. 获得目的基因有几种主要方法?
6. 什么是生物"反应器"? 举例说明其应用与基因工程成果。

24 人类基因组

24.1 人类基因组及其研究
24.2 人类遗传性疾病
24.3 癌基因与恶性肿瘤

我们的 DNA
(引自丹尼斯等,2003)

位于美国马萨诸塞海岸附近的一个 Martha's Vineyard 岛上的居民无论老人和小孩都用英语和手语在家庭和社会活动中交流。大概从 1700 年到 1900 年的 200 年间,该岛上发生了不同寻常的先天性耳聋(deafness)的高发病率(1/155),而在岛上最隔离的 Chilmark 小镇里,先天性耳聋的发病率高达 1/25! 而当时在整个美国的耳聋人数的比率只有 1/5 700。

研究得知,耳聋是由一个隐性基因(d)引起的,而 d 基因的携带者 Dd 之间的婚配,使人群中的耳聋基因的频率升高。

20 世纪 70 年代末,一位美国社会学家 Nora Groce 开始探究耳聋基因的起源:这个隐性突变基因于几百年前发生在英国 Kent 地区的 Weald 小镇上。在英国工业革命和大城市兴起以前,该地方的人群生活在只由 10 ~ 12 个家庭组成的社会团体中。在他们的许多世代中,婚姻的双方都无一例外的来自同一个镇上,携带隐性等位基因(Dd)者的表亲之间经常通婚。因而,他们中由隐性纯合体(dd)造成的耳聋患者就越来越多!

此后,一些家庭从英国的 Weald 迁移到美洲,定居在美国的马塞诸塞。在 1642—1710 年间,有几个年轻的家庭迁到了 Martha's Vineyard 岛上。这一小群人中有携带着 d 基因的人,他们定居在这里之后,自给自足,与大陆远远隔开,外出旅行又困难,而且在接下来的相当长的岁月中,没有新的移民进入这个小岛,因而小岛上的人们开始通婚,人口增长到了 3 000 人——他们几乎都是亲属!! 毫无疑问这个隔离的环境如同英国的 Weald 小镇,所以遗传性耳聋的发病率升高,使该岛的先天性耳聋高发病率一直到 20 世纪一批新移民的到来才有所降低。这个由于显性正常

基因(*D*)的隐性突变而导致的遗传性耳聋高发事件的隐性等位基因(*d*)只是人类基因组(genome)中千万个突变基因之一。

在这一章我们将探讨人类基因组——我们的DNA的结构和功能。经典遗传途径和现代DNA重组技术的有力结合,将使我们看到由DNA编写的属于我们人类自己的"生命之书"。

24.1 人类基因组及其研究

24.1.1 基因组及基因组学

1. 基因组

基因组的早期译名为染色体组,指的是单倍体细胞中所包含的整套染色体。近年来,学术界用基因组这个名词替代了染色体组。在遗传学中对基因组的科学定义是指一个单倍体细胞核中、一个细胞器(如动、植物细胞质中的线粒体,植物细胞质中的叶绿体)中或一个病毒毒粒中所含的全部DNA(或RNA)分子的总称。如果具体所指,则可分为核基因组、线粒体基因组、叶绿体基因组及病毒基因组。原核生物的基因组就是原核细胞内构成染色体的一个DNA分子(霍乱菌有一大一小两个环状的DNA分子)。而真核细胞中有细胞核和细胞质,染色体在细胞核内,细胞器在细胞质中。所以,真核生物的核基因组是指单倍体的细胞核内整套染色体所含的DNA分子。而细胞器中的基因组则应区分线粒体基因组(动、植物均有)和叶绿体基因组(行光合作用的植物)。不同的生物,基因组的大小差别很大。

对于人类自身而言,核基因组即是指单倍体细胞核中整套染色体(22+X+Y)上所具有的全部DNA分子。

2. 基因组学

基因组学(genomics)是研究生物体的基因组的结构、组成和功能的科学。该领域的研究成果大约包括599种病毒和类病毒(viroid),205种天然质粒,185种细胞器,31种真细菌,7种古细菌,1种单细胞真核生物,2种动物和1种植物的全基因组序列的测定。

24.1.2 人类基因组计划

对人类基因组的研究已于20世纪80年代初在许多国家出现了一定规模,经过学术界的反复论证之后,由美国能源部和国立卫生研究院合作于1990年正式启动了生命科学领域中的一项大科学工程——人类基因组计划(human genome project,HGP)。

人类基因组计划的主要内容包括:

1. 绘制人类基因连锁图

科学家们将大家系的系谱分析结合遗传标记如限制性片段长度多态性(RFLPs)分析、单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphysm,SNP)等不同方法来确定人类的基因在染色体上所处的位置,完成人类22条常染色体以及X和Y染色体全套基因的遗传图谱。

2. 绘制物理图

人类基因组的物理图(physical map)是以已知核苷酸序列的DNA片段(序列标签位点,sequence-tagged site,STS)为"界标",以碱基对(bp,kb,Mb)作为图距单位,标明其在DNA分子或染色体上所处位置的图谱。已有含52 000个STS的人类基因组最新物理图谱。基于STS的物理图把来自经典遗传学及细胞遗传学中的基因座的信息转换为基因组上的物理长度的信息,就可以直接以这些片段为材料进行基因克隆和分析。

3. 人类基因组测序(sequencing)

测定人类全基因组DNA分子的核苷酸排列的次序,也是一种基因组作图——最精细的DNA序列图。人类最终得到包含大约30亿个核苷酸对的序列图将是一张分子水平的,最高层次的最详尽的物理图。这是整个HGP工程中最耗时间的一个项目。

4. 其他物种基因组分析

HGP还包括对大肠杆菌和其他细菌、酵母、线虫、拟南芥、黑腹果蝇、小鼠、水稻等物种的基因组的比较分析,帮助我们解读人类的百科全书,以便更好地了解我们自己的基因。

24.1.3 基因组研究成果

人类基因组的"工作草图"已于2000年绘制完成,它包含了人体90%以上碱基对的信息。2001年2月15日由中、美、英、法、德、日6国科学家组成的"人

类基因组测序国际协作组”以及美国 Celera Genomics 公司的科学家们联合公布了人类基因组图谱及其分析结果:人类基因组由 3 164.7 Mb 组成;约有 3 万～3.5 万个基因。于 2004 年 10 月,国际人类基因组测序联合体宣布已测定了人类基因组的常染色质中 99% 的序列,其精确度为 1/10 万,人类基因组拥有编码蛋白质的基因数目大约在 20000～25000 个之间!比“工作草图”的估计基因的数目低 33%,表 24-1 显示了部分生物的基因组研究结果。

表 24-1 已完成基因组测序的部分生物物种

物种	基因组大小/Mb	基因的大约数目	完成日期
拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)	125	25 500	2000 年
秀丽新小杆线虫(*Caenorhabditis elegans*)	97	1900	1998 年
黑腹果蝇(*Drosophila melanogaster*)	180	13 600	2000 年
人(*Homo sapiens*)	3200	20 000～25 000	2004 年
酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)	12.1	5800	1996 年
家鸡(*Gallus gallus*)	2800	20 000～23 000	2004 年
杨树(*Populus trichocarpa*)	483	40 000	2004 年
水稻(*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*)	389	37 544	2005 年
大肠杆菌(*Escherichia coli*)	4.46	4400	1997 年

表 24-1 中的发现十分令人惊讶,也很神秘。因为如果黑腹果蝇、线虫和拟南芥分别需要 13600、1900 和 25500 个基因来维持生命活动的话,那么人类需要多少个基因呢?人们普遍认为这个数目是多于150 000。然而,实际上只有 20 000～25 000 个基因!我们人类和线虫、果蝇和植物拥有大部分相同的蛋白质家族,而人类的蛋白质家族的数目要大得多。例如,人类有 30 个成纤维细胞生长因子的基因,而果蝇和线虫都只有两个。又如,人类有 765 个编码免疫球蛋白亚基或结构域的基因,而果蝇只有 140 个,线虫仅 64 个,而拟南芥和酵母则根本没有。显然,人类生命活动的复杂性远远高于那些低等的动物和植物体。如果人类增加的复杂性不是由于基因数目的大大增加的话,那么又如何解释?至少在下列几个层面的特殊机制使人类基因组产生了复杂性:① RNA 选择性剪接,人类基因中有多于 60% 的基因有两个或多个选择性剪接的 RNA,所以每个基因平均编码多个蛋白质,有时有 5 个之多,而相对简单的有机体如线虫,每个基因只能产生一种蛋白质。② 转录因子的过量表达,它控制基因表达的开或关,通过对基因的开或关、表达量的多和少等非常微妙的调节,就构成了基因和蛋白质的复杂性和精细性的控制。同时,蛋白质可以被修饰,例如,酶的缺乏或糖类和脂质等修饰成分的增多等可以改变蛋白质的活性。

24.1.4 人类基因组各组分的基本特征

1. 基因

人类基因中,编码蛋白质的信息存在于一系列的外显子中,外显子由非编码的内含子隔开。基因不仅在大小上有巨大的差别,内含子的数目也有很大差异,诸如组蛋白 H4 基因,仅几百个碱基对的长度,而凝血因子Ⅷ基因的总长度为 186 kb,由 26 个外显子及 25 个内含子组成,其中最大的内含子长达 32.4 kb。与基因相关的其他附加序列,分别存在于非编码区的 3′UTR(3′端非翻译区,存在 polyA 位点)和 5′UTR(5′端非翻译区,存在 5′帽子位点),它们仅仅被转录而不被翻译。

2. 基因外 DNA

基因外 DNA 的组成序列不是基因的一部分,也不是基因的相关序列,更非假基因和基因断片。大多数基因外 DNA 序列(70% ～80%)是以单一或低拷贝数的形式存在的,其余(20% ～30%)是中度或高度重复序列。重复序列(repetitive sequence)是指在基因组中重复出现的 DNA 序列。可根据重复序列在基因组中的组织形式,分为分散重复序列(dispersed repeated sequence)和串联重复序列(tandem repeat sequence)两类。单一序列是基因组里只出现一次的 DNA 序列。

3. 分散重复序列

这些 DNA 序列一般属于中度重复序列,以散在的方式分布于基因组中。依重复单元的长度又可分为短散在重复序列(short interspersed repeated sequence 或 short interspersed nuclear element, SINE)和长散在重复序列(long interspersed repeated sequence

或 long interspersed nuclear element, LINE)。SINE 是基因组中较短的一类分散重复序列,重复单元的长度在 100 ~ 300bp 间,重复拷贝数可达 10 万份以上。人类基因组中最典型的 SINE 的代表是 *Alu* 家族(*Alu* family),它是人类基因组中含量最丰富的中度重复序列,在整个人类基因组中散布有 100 万份拷贝,平均每 4 ~ 6 kb 就有一个 *Alu* 序列,每个序列的平均长度为 282 bp。*Alu* 重复序列较集中在染色体的基因转录最活跃的区段。其功能可能与转录调节以及 DNA 复制的起始有关。LINE 和 SINE 相似,但有更长的序列,重复单元的长度在 1 000 bp 以上,在人类基因组中有上万份拷贝。

4. 串联重复序列

人类基因组中有广泛的区域含有首尾相连成长串联状的重复序列。这些序列称为串联重复序列。根据重复单元的大小或重复序列簇的长度,分为卫星 DNA、小卫星 DNA 和微卫星 DNA。卫星 DNA 是一类重复单元很大的高度重复序列,其长度为 100 ~ 5 000 kb。一般分布在染色体的异染色质区(端粒、着丝粒)。小卫星 DNA 的长度通常在 9 ~ 70 bp 之间。重复单元的数目(n)为几个至几百个。主要存在于染色体末端靠近端粒的区域。由于同一物种不同个体间,在给定的基因座上,重复的数目是可变的,所以小卫星 DNA 串联重复又称可变数目串联重复(variable number tandem repeat, VNTR)。微卫星 DNA 分布于染色体的任何区域,由 1 ~ 4 个核苷酸的重复单元串联而成,可长达几十个碱基对到几百个碱基对,在基因的间隔区和内含子等非编码区内广泛存在。人类基因组中至少有 3 万个微卫星序列基因座。基因组中两个核苷酸的重复[例如 CA 重复——$(CA)_n$ 及互补的 $(GT)_n$ 重复]非常普遍,平均每 30 ~ 60 kb 就存在一个这类重复序列,其重复次数(n)约为 15 ~ 60。这类短序列的微卫星 DNA 又称短串联重复(short tandem repeat, STR)。

24.2 人类遗传性疾病

24.2.1 染色体病

由于染色体的结构和数目异常而导致的遗传性疾病称为染色体病(chromosome disorder)。迄今已知的染色体病约 300 余种。

1. 染色体的结构变异及其造成的疾病

(1) 缺失(deletion 或 deficiency) 染色体丢失了一个片段,使之位于这个片段上的基因也随之发生丢失。

(2) 重复(duplication 或 repeat) 一条染色体的某一片段出现两份或两份以上的现象。使位于这些片段上的基因多了一份或几份(图 24.1)。

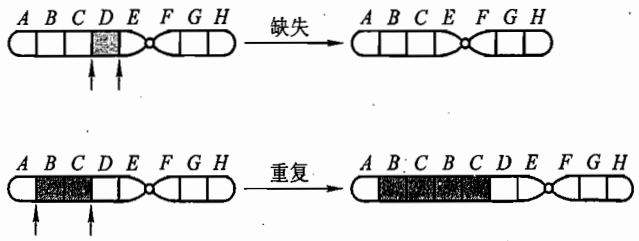


图 24.1 染色体缺失和重复示意图

(3) 倒位(inversion) 在同一染色体上某一个片段作 180°的颠倒,造成染色体上基因顺序的重排(rearrangement)。如果颠倒的片段包括着丝粒在内的倒位称为臂间倒位(pericentric),不包括着丝粒的倒位称为臂内倒位(paracentric)。

(4) 易位(translocation) 一条染色体臂的一段移接到另一非同源染色体的臂上的结构变异。最常见的是相互易位(reciprocal),非同源染色体间相互交换染色体片段,造成染色体间基因的重排(图 24.2)。

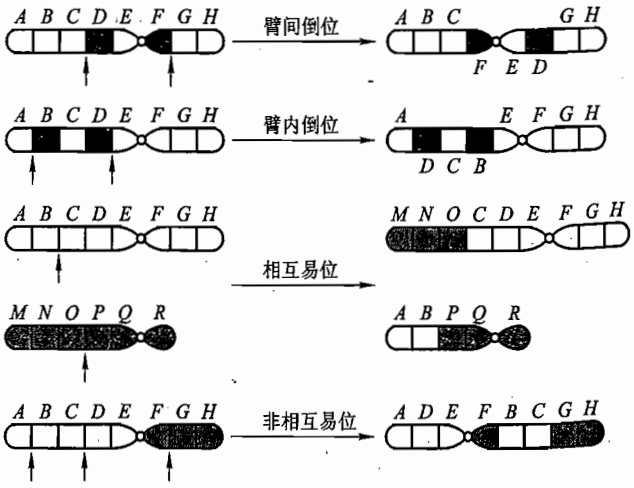


图 24.2 染色体倒位和易位示意图

染色体病的典型实例是第 5 号染色体缺失导致的“猫叫综合征”(cri du chat,“cat-cry”)。患有猫叫综合征的新生儿,表现出智力迟缓,头小,哭声像小猫的咪呜咪呜叫。患者往往在幼年或童年早期死亡(图 24.3)。

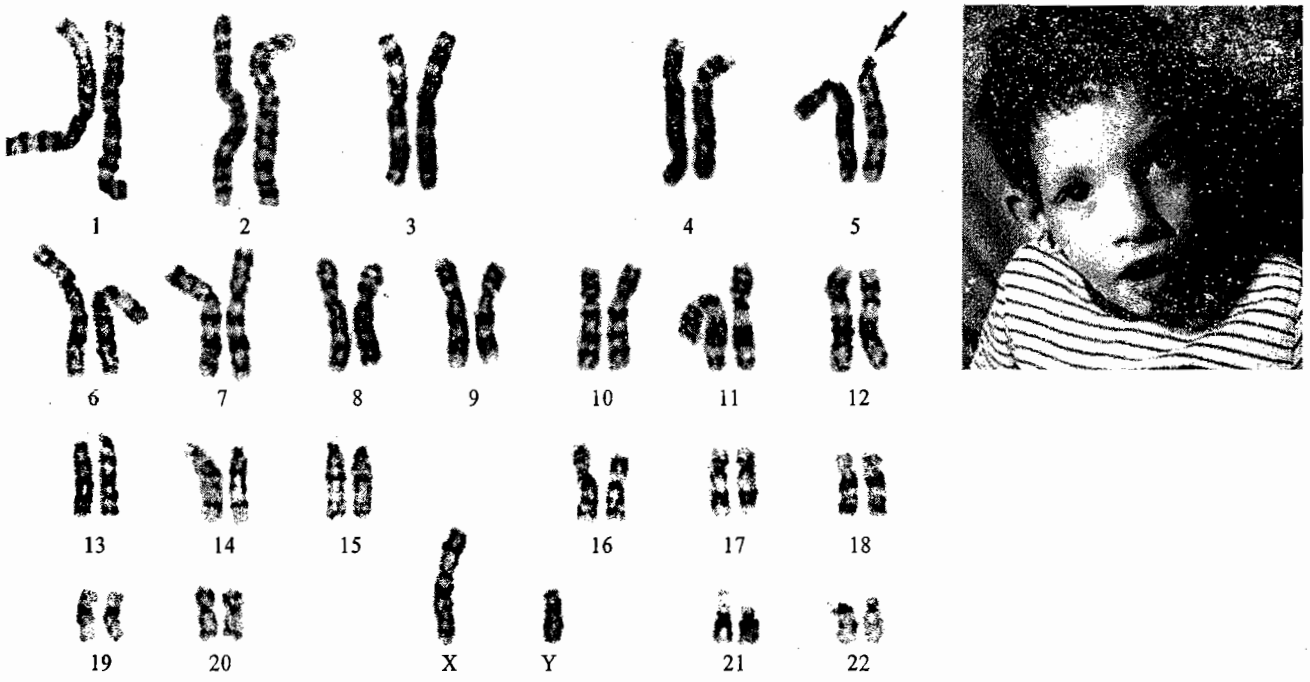


图 24.3 猫叫综合征核型(箭头所示第 5 染色体短臂缺失)及患者

2. 染色体数目变异及其造成的疾病

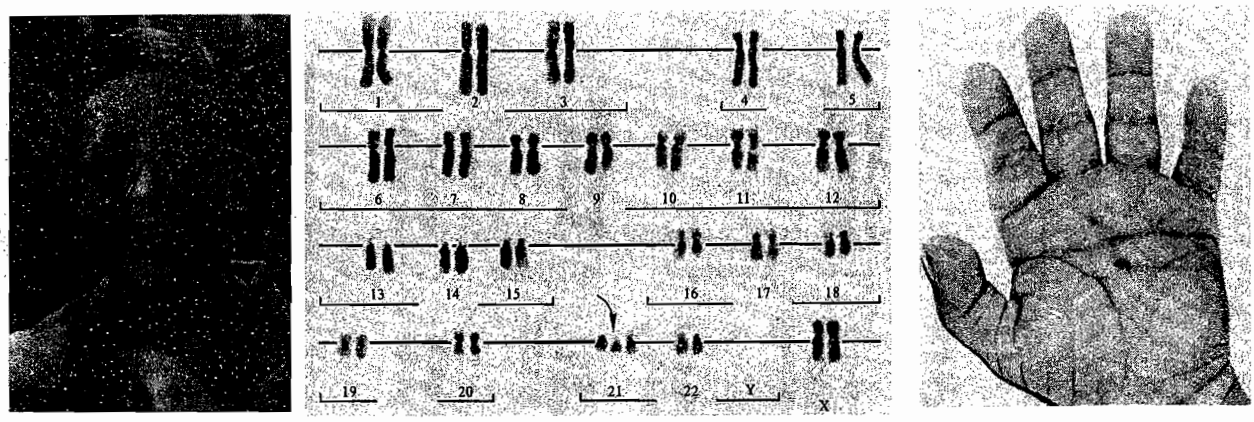
染色体数目变异包括整倍体和非整倍体变异。

(1) 整倍体 如果体细胞中染色体数目的变异是以二倍体(diploid)产生的正常配子中的染色体数为单位进行增减时,称为整倍体(euploid)。例如,二倍体细胞有丝分裂时,若染色体复制了,但由于某种原因细胞质分裂(cytokinesis)未能正常进行,则这个细胞的染色体就要加倍而变成四倍体(tetraploid)。若这个子细胞是初级性母细胞,减数分裂产生配子的染色体数就为原来二倍体产生配子的染色体数的 2 倍;这样的雌、雄配子结合产生的合子为四倍体,这样的配子与原二倍体产生的配子结合而成的合子为三倍体(triploid)。某个体的体细胞中的染色体数为二倍体配子染色体数的 3 倍或大于 3 的整数倍时,称该个体为多倍体(polyploid),如三倍体西瓜和四倍体西瓜都属于多倍体。显然,染色体数目的变异,会引起个体性状的变异,如二倍体、三倍体和四倍体西瓜无论在根、茎、叶性状,还是产量和品质等性状上,都有明显差异。

(2) 非整倍体 如果体细胞中染色体数目的变异是以配子中个别染色体的增减为基础时产生的多倍体,称为非整倍体(aneuploid)。例如,细胞分裂时,有一条染色体的 2 条染色单体不能分开,而一同移入一个子细胞中,结果一个子细胞多了一条染色体,另一个子细胞少了相应的一条染色体。这种染色体非整倍性增加或减少称为非整倍性。其中某对染色体多一条时,构成该染色体的三体性(trisomy);少了一条染色体时,构成该染色体的单体性(monosomy)。

染色体数目的改变,特别是非整倍性改变所形成的细胞或生物体,常可引起性状的改变。单条染色体的缺少或增多比全套染色体的缺少或增多的影响还要大,这表明遗传物质平衡的重要性。

常染色体数目非整倍性改变的病例是小儿的唐氏综合征(Down's syndrome),又称先天愚型。这种疾病主要是由于第 21 号染色体多了一条(即 21 三体)所造成(图 24.4a 箭头所示)。染色体总数为 $2n=47$。患儿具有特殊的颅面部畸形,头颅小而圆,眼小而眼距宽,发育迟缓,智力低下,口半张,舌头常外伸,低耳位,通贯手(图 24.4b)等异常表型。



(a) (b)

图 24.4 21 三体患者核型及其通贯手

减数分裂在人们的一生中重复发生在卵巢或是睾丸产生配子的时期。几乎在所有情况下,纺锤体能够正确地把染色体分配到两个子细胞中,但是偶尔会发生“不分离”现象,即染色体不分离。

染色体不分离会导致二倍体有性生殖生物的任一性别产生染色体数目改变。如果人类第 21 号染色体在减数分裂 I 时发生不分离,那么一半配子会携带一条多余的 21 号染色体。当这些配子与正常的配子结合时,21 三体就产生了。

减数分裂期间的染色体不分离不仅影响常染色体,也会改变性染色体 X 和 Y 的数目。男性携带一条多余的性染色体(XXY),大约在 2 000 名出生者中会有一例(每 1 000 名男性出生会有一例)。患有这种称为 Klinefelter 综合征的功能失调的男性,具有男性性器官,但是睾丸异常缩小并且导致不育。这种综合征还伴有乳房增大和其他女性身体的轮廓,患者智力往往正常。携带超过一条多余的性染色体的个体也会患有 Klinefelter 综合征,比如 XXYY,XXXY 或 XXXXY。这样的基因型源于多余性染色体不分离,其个体往往比 XY 或 XXY 的个体智力迟钝。

具有一条多余的 Y 染色体的男性除了会比一般男人身高高许多外,没有明确的综合症状。具有一条多余的 X 染色体的女性称为“超雌”(XXX),表型正常但生殖力有问题。缺乏一条 X 染色体的女性(XO)不育,因为她们成年后性器官仍未发育成熟。这些女性患有 Turner 综合征,她们身材矮小,不能发育第二性征。

24.2.2 单基因病

单基因病(monogenic disorder)主要与一对致病基因有关,它们按简单的孟德尔方式遗传。至今已知大约有 6 000 多种遗传性疾病是由单基因显性或隐性突变引起的。

1. 隐性遗传病

大多数已知的人类遗传病是隐性基因遗传的。患有隐性遗传病的个体,其父母多数具有正常的表型,但多为杂合体(即带有隐性致病基因而表型正常)。

在美国,最普遍的致命性的隐性遗传病是囊状纤维症(cystic fibrosis)。虽然这种病在 17 000 个非洲裔美国人中,只有一个会患病,但是在高加索人种的美国人中,每 1 800 个人就有一个患者。每 25 个高加索美国人中就有一个是携带者。囊状纤维症患者的肺部、胰脏或是其他器官有多余的极黏稠的黏液分泌。黏液会影响呼吸道、消化道和肝脏的功能,如果不接受治疗,患者在 5 岁之前就会死亡。

与囊状纤维症相似,多数遗传病分布在特定的民族中。这种不均等分布是长期的地理隔离引起的生殖隔离所造成的。在本章首页所述,美国 Martha's Vineyard 小岛上的居民由于地理隔离而容易进行近亲婚配,所以隐性遗传病耳聋发病率保持很高的水平,而且耳聋基因没有在该小岛之外传播开来。

在现代社会中,绝大多数人群的流动性很强,将会使两个具有相同有害基因的携带者相遇并且结合的机会大大降低。然而,如果近亲(如姨表、姑表亲)结婚,

则产生有缺陷表型后代的频率将会很高。

大多数国家禁止近亲结婚，近亲结婚被认为是违法的。当父母的亲缘关系很近时，其胎儿的难产和流产的比例也会很高。这种影响还可以在家禽和动物园的动物中看到。比如，为了外貌上的美观而培育的纯种狗就可能具有膝关节脆弱和行为不受控制等严重的遗传缺陷。动物育种中出现的有害影响也会在一些濒危物种中发生。

2. 显性遗传病

虽然大多数有害基因是隐性的，也有一些遗传病是由显性基因导致的。一些非致命性的疾病，比如多趾(指)症、并趾(指)等。

一个显性基因(A)造成的严重遗传病是软骨成骨不全(achondroplasia)侏儒症。患者身体的头部和胸部发育正常，但是胳膊和腿异常短小。图 24.5 显示的是一个以色列家庭中 7 个兄弟姊妹的软骨成骨不全侏儒症的患者，其中 2 个兄弟平均身高只有 1.32 m，5 个姐妹平均身高仅为 1.23 m，大约每 25 000 个人中就有一个患有该遗传病。只有杂合子(Aa)表现该病。显性纯合子(AA)会造成胚胎致死。所以，所有那些正常个体都是正常的隐性基因纯合子(aa)。

图 24.5 一个以色列家庭中的软骨成骨不全侏儒症(引自 Griffiths 等，2000)

实际上，致死的显性基因要远远少于致死的隐性基因。这种差异的原因之一是显性致死基因不能被杂合子所携带而对他们不产生影响。很多显性致死基因来自于精子或是卵子的突变，从而使胚胎死亡。而且，即使有缺陷的个体出生后也不会存活到能够生育后代的年龄，也就是说不能将这种致死基因传递给子代。这与隐性致死基因(总是通过携带者的生殖将致命基因传递给子代)的突变体形成对比。

3. X 连锁遗传病

该遗传病与 X 染色体携带的致病基因(显性或隐性)相关联，正如本书在第 20 章所讲述过的。

血友病(hemophilia)是一种具有详细记录的历史悠久的性连锁隐性遗传性出血疾病。血友病 B(hemophilia B)是由于控制凝血因子的基因突变导致血液中凝血因子Ⅸ缺乏，从而破坏人体内源性凝血过程，最严重的患者可能会因为轻微外伤流血不止而死亡。

19 世纪欧洲皇室家族曾受到血友病 B 的高发病率所困扰。第一个皇室血友病患者是英国维多利亚皇后(1819—1901)的儿子。血友病隐性基因 h 源自维多利亚皇后的父亲或母亲的配子的 H 基因突变。最终，由于维多利亚两个携带该等位基因的女儿的婚姻，血友病被引入德国、俄国和西班牙皇室。这样，这个通过联姻来加强国际联盟的、历史悠久的惯例将血友病 B 在几个民族的皇室间传递着。图 24.6 显示了维多利亚皇后的外孙女 Alexandra，她的丈夫——俄国最后一个沙皇 Nicholas 二世和他们的儿子 Alexis。从系谱图中可以看出，Alexandra 和她的母亲和外祖母一样是血友病基因 h 的携带者(X^HX^h)，而 Alexis 是患儿。Alexis 本该继承沙皇 Nicholas 的王位，只因血友病 B 最终夺去了他年幼的生命，而皇室不得不另找继承人。

24.2.3 多基因遗传病

人类有一些疾病如哮喘、原发性高血压、糖尿病以及某些先天畸形(唇裂、腭裂)等是由许多对基因共同控制的，称为多基因遗传病(polygenic disease)。在多基因遗传病中，致病的若干对基因各有一份微小的累加效应，这种微效基因越多，性状表现的强度就越大。这些微效基因对环境的影响敏感，可使疾病表现出一定幅度的变异。不表现典型的孟德尔遗传方式。多基因遗传病实际上是由遗传因素和环境因素共同作用而呈现的性状变异。

多基因遗传病的致病基因在家系中的传递特征虽不及单基因遗传病那么明显，但也有其家族特点：有家族聚集倾向，患者亲属发病率高于一般群体的发病率，但可随着亲缘关系的疏远程度而递减。

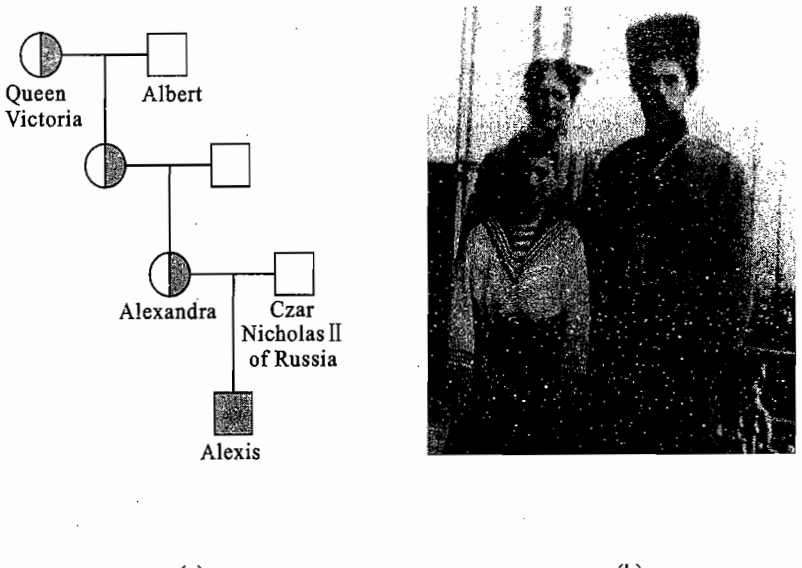


图 24.6 血友病在欧洲皇室中的遗传 (a) 沙皇 Nicholas 二世的系谱。(b) 沙皇 Nicholas 二世及其家人(前排为患儿 Alexis)(引自 Campbell,1997)

24.3 癌基因与恶性肿瘤

肿瘤(tumor)是一类疾病的总称,其基本特征是正常的细胞增殖与凋亡失控,扩张性增生的细胞群形成肿块。其中的一类恶性肿瘤(malignant tumor)就是我们通常所指的癌症(cancer),它区别于良性肿瘤的重要特性是一群能侵袭周围组织和器官的癌细胞有转移能力,破坏受侵染的脏器,最终使机体衰亡。

面对威胁人类生存的头号敌人,20 世纪 70 年代重组 DNA 技术和分子生物学的兴起大大加速和深化了癌症的研究,癌症的发病机制的研究从染色体水平深入到基因水平,使人们认识到癌症是一类涉及许多基因的疾病。癌症是有遗传学基础的。

24.3.1 原癌基因和抑癌基因

癌基因(oncogene)分为两类,一类是病毒癌基因(viral oncogene,v-*onc*),编码病毒癌基因的主要有 DNA 病毒和 RNA 病毒,研究得最多的是反转录病毒癌基因(retrovirus oncogene);另一类是细胞癌基因(cellular oncogene,c-*onc*),又称原癌基因(proto-oncogene)。

1. 病毒癌基因和原癌基因

1910 年 Peyton Rous 用鸡肉瘤的无细胞抽提液接种到健康鸡的体内,诱发了新的肉瘤,由此发现了反转录病毒的致癌作用。1970 年 Martin 等进一步证明细胞的癌变与反转录病毒基因组中一个特殊的基因相关。但直到 1976 年才从 Rous 肉瘤病毒中成功地分离出这样的基因,命名为 *src*。这是人类第一次真正从基因水平上证实了与肿瘤相关的基因。以后越来越多的这类基因被分离出来,总称为病毒癌基因。然而对野生型肉瘤病毒基因组的研究,却并未发现有 *src* 基因,因此也无急性致癌作用,说明病毒癌基因对病毒本身的生长、繁殖是非必需的。*src* 基因产物 $p60^{src}$ 是一种酪氨酸激酶,能够催化细胞内某些蛋白质的酪氨酸磷酸化,使蛋白质的构型和功能改变,以致诱发细胞转化(癌变)。

有关病毒癌基因的发现推动了癌基因的研究。以各种 v-*onc* 的 cDNA 为探针,与正常人的或动物的基因组 DNA 杂交,发现这些基因组中都存在与 v-*onc* 同源的序列,细胞内这些与 v-*onc* 同源的基因称为细胞癌基因。实质上,原癌基因是人或动物基因组中一类固有的正常的结构基因,是细胞正常生长、分化所必需的,具有转变为癌基因潜力的正常基因,它们编码的蛋白质产物,参与细胞生命活动中最基本的生化过程,如一些重要的生长因子或生长因子受体、一些结合蛋白等。这些蛋白质正常工作时,就是适时适量的表达,调

控细胞的正常分裂和分化。但是,如果在某些外界因素作用下,原癌基因的表达在时空上发生紊乱,不再具有细胞周期特性,或是出现过度表达,这样就使其产物的量和质发生改变,从而使原癌基因在细胞癌变和肿瘤发生中扮演重要的角色。至今,已识别的原癌基因总数已超过100个。已有70多个原癌基因在染色体上定位。

2. 抑癌基因

有些基因的存在和表达使细胞不能癌变和机体不长癌,这类基因被称为抑癌基因(tumor suppressor gene)或抗癌基因(anti-oncogene)。实验证明,在正常细胞的基因组内广泛存在着抑制肿瘤形成的基因。抑癌基因是一类"管家"基因,为防止细胞癌变,需要它们处于经常性的一定程度的表达。自20世纪80年代后期以来,人们逐渐认识到,在细胞癌变过程中,除发生某些原癌基因被激活而过度表达外,还发生了由不同原因所导致的抑癌基因失活,使它丧失了"管家"功能而发生恶性肿瘤。

已知的抑癌基因有细胞生长抑制基因、诱导细胞分化的基因、癌基因产物的拮抗物的基因等。抑癌基因的分离和鉴定工作晚于原癌基因,进入20世纪90年代后,由于技术上有所突破,被分离和鉴定出来的抑癌基因数量才明显增多(表24-2)。

24.3.2 癌症的遗传学基础

1. 基因突变

遗传物质的损伤和基因结构的改变是细胞发生恶性转化的必要前提。在正常细胞的生长和分化过程中,原癌基因会受到外部和自身的调控,如果这些调控作用一旦失常,细胞可因某些原癌基因过度表达而进行失去控制的增殖,或是严重影响到细胞的分化和功能。原癌基因转变为癌基因,细胞中的DNA一定发生了突变。而且,大部分癌症是不参与配子生成的体细胞突变引起的,因此,体细胞突变引起的癌症一般是不会从亲代遗传给子代的。

图24.7说明了3种使体细胞DNA产生活性癌基因变化的机制。假设最初的原癌基因编码刺激细胞分裂的蛋白。图24.7a显示,原癌基因的自身突变产生了编码一个极度活跃的蛋白的基因,它的活性远远强于正常蛋白。图24.7b显示,DNA复制过程中的一个错误造成该基因的多拷贝,它们全部被转录和翻译,结果造成蛋白的倍增。在图24.7c中,原癌基因从它的正确位置移动到细胞DNA的另一位置(插入到一个新的启动子旁),这可能是转座子引起的,基因在新位置处于新的启动子和其他基因调控因子的控制下,使它的转录远远超过正常,导致所产生的蛋白倍增。在这3种情况下,正常基因的表达发生了改变,细胞被激活,进行疯狂分裂。

此外,阻止细胞分裂的抑癌基因发生突变也会导致癌症。因为它们编码的蛋白在正常情况下会阻止细胞失去控制的生长。任何使肿瘤抑制蛋白不能生成或是不能行使正常功能的突变,都会导致失控的细胞分裂(图24.8)。

2. 多次遗传改变的致癌作用

有可靠证据证明,产生一个完全成熟的癌细胞需要体细胞发生多于一次的突变。研究得最透彻的结肠癌的致癌作用,说明了这个原理。

表24-2 人类某些抑癌基因

名称	染色体定位	失活后涉及的肿瘤	产物
RB1	13q14	视网膜母细胞瘤、骨肉瘤、肺癌、乳腺癌、膀胱癌	磷蛋白
TP 53	17p	肺癌、乳腺癌、肝癌等51种癌	核磷蛋白
WT1	11p13	Wilms瘤	锌指蛋白
NF1	17q11.21	神经纤维瘤	GAP*
DCC	18q21	结肠癌	膜糖蛋白
MCC	5q21-q22	结肠癌	调节G蛋白的蛋白

* GTPase激活蛋白。

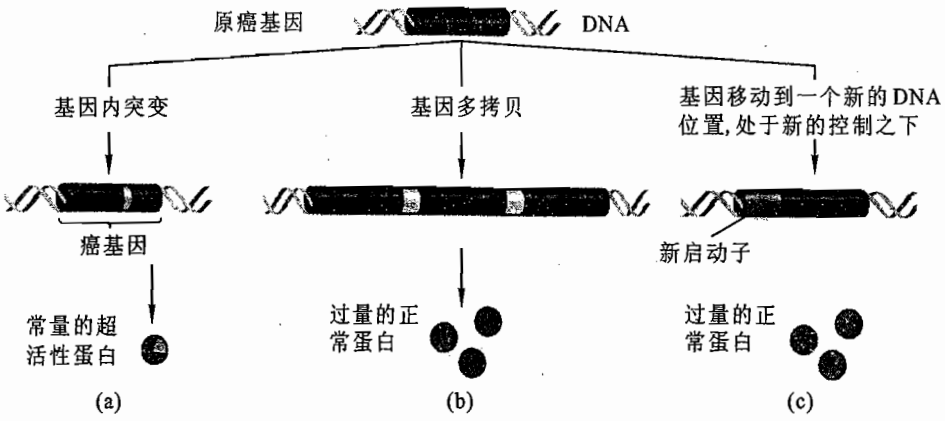


图 24.7 原癌基因转变为癌基因的 3 种途径(引自 Campbell 等,1997)

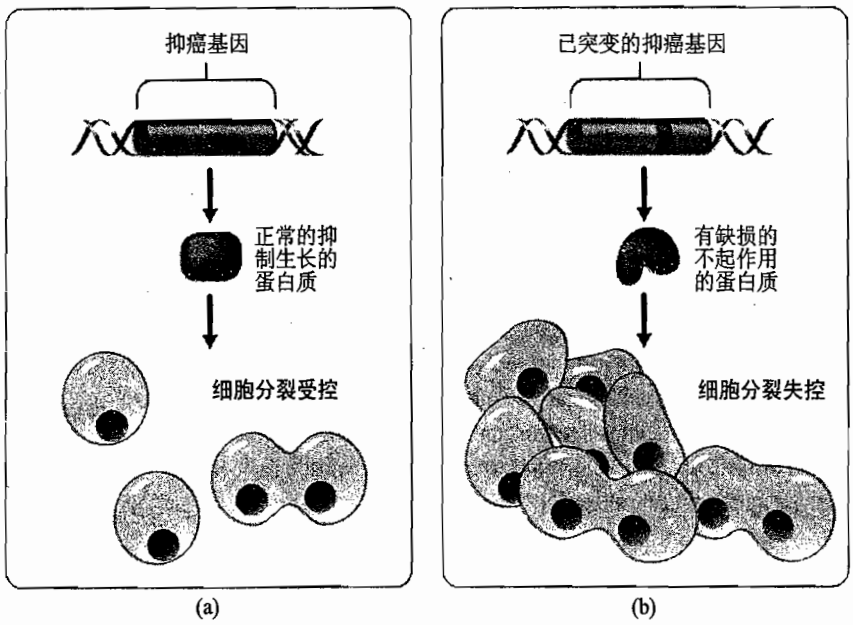
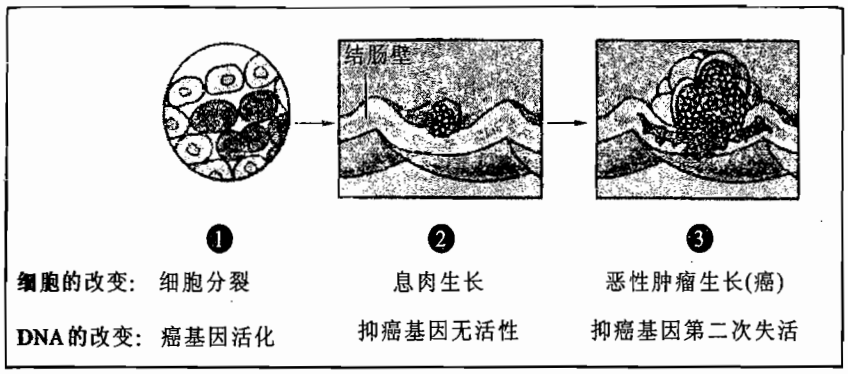


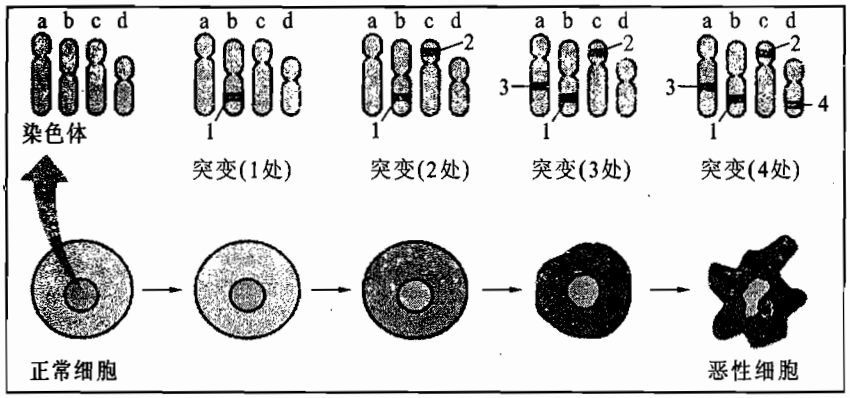
图 24.8 抑癌基因。 (a) 正常情况下编码一种抑制细胞生长和分裂的蛋白质。这时此基因有助于阻止癌细胞的出现。(b) 当抑癌基因中的突变使其蛋白质有缺损时,通常在正常蛋白质控制之下的细胞可能分裂过盛,最终形成癌(引自吴相钰,2006)

图 24.9a 显示,① 结肠癌的最初表现是结肠内壁细胞的非正常分裂。② 结肠内壁有良性肿瘤出现(息肉)。③ 最终变为恶性肿瘤(癌症)。多数情况下,这些在细胞水平上的变化与 DNA 水平上变化是平行的,包括一个原癌基因的激活和两个抑癌基因的失活。这些遗传改变(突变)导致信号转导通路的改变。因为这通常需要 4 个或更多基因的相互作用,这样我们就理解了为什么癌症的发生需要很长的时间。

图 24.9b 指出致癌突变是怎样在一个体细胞中累积的。一旦一个促癌突变发生,它将传给所有子代细胞。图 24.9 中显示,前两个突变导致细胞分裂速度增加,同时也改变细胞表型。最后,累积了 4 个致癌突变的细胞开始了分裂失控。它和它子代细胞的结构发生了巨大改变。



(a) 结肠癌的逐步形成过程



(b) 突变在一个癌细胞中的积累

图 24.9 结肠癌癌变的遗传原理(仿自 Campbell 等,1997)

24.3.3 改变生活方式能降低癌症的危险性

自 2000 年以来,某些癌症的死亡率有所降低,比如胃癌、宫颈癌、子宫癌等,但癌症的整体死亡率仍在上升,总体而言,大约平均每 10 年上升 1%。癌症仍然是人类的头号杀手。

凡是能够改变 DNA 的结构,引起 DNA 损伤,使细胞癌变的物质,称为致癌物质。两种严重的致癌的外界因素是 X 射线和阳光中的紫外线。X 射线是导致脑癌和白血病的重要外界因素。经常暴露于强烈阳光中的紫外线下会患皮肤癌,其中包括一种致死类型——黑色素瘤(图 21.19)。

最大数量的致癌物质是化学诱变剂和含有它们中的某些因子的物质,其中能导致多种癌症的是烟草。据悉,1900 年肺癌还是一种罕见的疾病。此后,由于许多人吸烟而使肺癌的发病率大幅度地增高,成为当今致死率最高的癌症。多数与烟草有关的癌症来自直接吸食,但被动吸烟也具极大危险性。烟草与酒精消费联合起来能导致包括肺癌的多种癌症的发病。少量吸烟都会引起口腔和咽喉癌。因此在几乎所有的情况下,烟草都是致癌的罪魁祸首。

致癌物质不仅引起基因突变,还可以刺激细胞分裂引起癌变。通常细胞分裂越快,DNA 复制和产生突变的可能性越大。导致胸腺癌和子宫癌的激素,能同时刺激细胞分裂和引起基因突变。

要想知道生活环境中的所有致癌因素,研究的任务还很艰巨,许多环境和污染因素还在评估之中。是否接触致癌物常常是个人的选择,诸如吸烟、食用动物脂肪、饮酒和长期进行日光浴都是造成致癌危险的个人行为因素。

避免致癌物质对人体健康的损害并不是唯一手段,因为许多事实证明,一些食物可能显著降低癌症的危险性,比如每天吃 20 ~ 50 g 植物纤维,同时减少动物脂肪摄入,有可能防止肠癌发生。事实还表明,水果和蔬菜中含有的维生素 C、E 和维生素 A 复合物能防止多种癌症。卷心菜及其近缘种类的蔬菜,包括椰菜和花椰菜,富含尚未为人所知的抑癌物质。

人类征服癌症之战已在多条阵线上展开了,其前景乐观,尤其令人兴奋的是,我们可以通过选择日常生活方式来减少多种癌症发生的危险性。

思考题

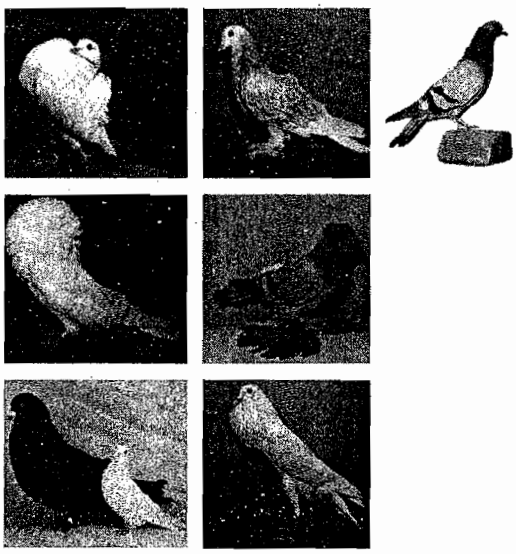
1. 应如何正确理解基因组、人类基因组？
2. 人类基因组的基本特征有哪些？
3. 你对“全人类只有一个共同的基因组”的说法是怎样理解的？为什么？
4. 什么是染色体病？
5. 癌基因分成几类？什么是抑癌基因？
6. 细胞癌变的遗传学基础是怎样的，试举一例详细说明。
7. 生活方式的改变为什么可以减少癌症的风险？
8. 人类基因组计划是一个怎样的研究计划？你怎样理解它的深远意义？

第5篇 生物进化

25 达尔文学说与微进化
26 物种形成
27 宏进化与系统发生

25 达尔文学说与微进化

25.1 进化理论的创立:历史和证据
25.2 生物的微进化



几种鸽的品种及野生岩鸽(右上)。正如达尔文所说,如果把不同品种的鸽拿给鸟类学家去看,并告诉他这些都是野鸟,他一定会把它们分别列为不同的物种(引自 Starr,1997)

一个半世纪前,进化论(evolutionism)是作为特创论(creationism)的对立面而出现的。进化论代替特创论对生物学、自然科学乃至人类思想是一次革命。在这之前,特创论占统治地位。那时大多数人相信世界,包括形形色色的生物在内,是上帝有目的地设计和创造的。各种各样的生物一经被上帝创造出来,就不会再有变化,它们是天生完美的。1859 年伟大的生物学家达尔文(Charles Darwin,1809—1882)发表了《物种起源》(Origin of Species)一书,用令人信服的材料证明,物种是可以变化,而且一直在变化之中。一个物种是从原先存在的另一个物种演变而来。每一个分类群乃至整个生物有一个共同由来,它们来自一个共同祖先。达尔文给我们描绘了另一个世界:这里没有超自然的创造,没有预定的目的,没有预先的设计,生物按照自身的法则在无休止的运动,在变异,在进化。

进化学说是生物学的一个重要的统一理论。有了这个理论,我们才能对生物的多样性、适应性和统一性作出统一的合乎逻辑的解释。有了这个理论,我们才能把纷繁的生物贯穿起来,形成系统。有了这个理论,我们才能把生物学各分支学科融汇成一个整体,成为统一的生命科学。

25.1 进化理论的创立:历史和证据

25.1.1 达尔文是进化理论的主要创立者

在达尔文以前,仅仅有少数科学家对圣经创世故事,对物种是固定不变的论断提出疑问。

第一个坚定的进化论者是法国学者拉马克(Jean Baptiste Lamarck,1744—1829)。18世纪90年代后期,拉马克系统研究了巴黎博物馆软体动物的收藏品。这里既有化石的又有生活的软体动物标本。他发现,这些化石软体动物和今天活着的软体动物很相似,可以将早期化石、较近的第三纪的化石,直到现生的物种排列成实质上不间断的种系序列。拉马克由此得出结论:许多动物种系在时间上经历了缓慢而逐渐的变化。拉马克认为生物进化有两个起因:自然"赋予动物生命不断使其结构复杂化的力量",以及动物对环境中特殊条件反应的能力。关于后者,拉马克认为行为引起的生理过程("用与不用")与获得性遗传的结合,推动了生物的进化性变化。1809年,拉马克的著作《动物学哲学》(Philosophie Zoologipue)出版,遭到了以比较解剖学权威学者居维叶(G. Cuvier,1769—1832)为代表的博物学家的抨击。地质记录确实记下岩石断裂、扭曲,大批动物群的灭绝等。大多数博物学家不能认同,不同地层之间生物的连续性。而拉马克还不能拿出足够多的材料去说服他的同行。更重要的是特创论在社会上仍占统治地位。《动物学哲学》出版后,整个知识界和社会舆论几乎是一面倒地对拉马克提出指责,乃至嘲笑。这一切使刚刚露头的进化思想又归于沉寂。这并不是由于拉马克的理论中包含有获得性遗传观点,主要还是由于他的进化思想为当时占统治地位的神创论观念所不容。

然而,随着科学的发展,进化思想的创立和成长是一件不可避免的事情。1809年,正是拉马克那本招来非议的《动物学哲学》出版的那一年,一位后来改变了整个生物学的人物达尔文诞生了。达尔文的父亲是一位出色的医生。他的祖父E. 达尔文(Eraemue Darwin,1731—1802)是《动物规律学》(Zoonomia)(1794)一书的作者,在这本书中,有一些不甚明确的进化假说,但是他并没有进一步扩展这些观点。青少年时代的达尔文特别喜爱博物学,热衷于打猎、采集标本。他称自己为"天生的博物学家"。在当时的英国,博物学还不是大学里正规的研究学科,达尔文16岁进入爱丁堡大学学医,1828年又到剑桥大学学习神学,但他仍然迷恋于博物学。在爱丁堡和剑桥,他多次参加博物学的野外考察,阅读大量博物学著作,从他的老师亨斯罗(J. S. Henslow)等人那里汲取了大量博物学知识。1831年,年仅22岁的达尔文,以不支取薪金的博物学家的身份,参加了贝格尔号(Beagle)航海考察。这时,达尔文已经成为一位有经验的博物学家。在航行中,他能将收集到的生物标本迅速地标上属和科的名称,并作出有条不紊和方法得当的记录。这表明他在昆虫学、动物学、植物学和地质学方面有着广博的知识并在野外研究考察的方法技能上训练有素。

参加贝格尔号航行考察(1831年12月27日—1836年10月2日)是达尔文一生中有决定意义的事件(图25.1)。贝格尔号是被派往美洲去测绘南美洲海岸线的。达尔文将大部分时间用在岸上采集生物标本和化石标本。通过这次环球考察所收集到的材料成为他提出进化理论的最早也是最重要的证据之一。在航行中,达尔文看到一系列重要的现象。例如,南美洲大陆和南半球另外两个大陆——非洲和澳洲的气候条件相似但动物区系差别很大。特别是,加拉帕戈斯群岛(Galapagos)等岛屿上的动物与邻近的南美洲大陆地区的动物非常相似,彼此关系很近,而与其他气候条件相似的岛屿(如邻近非洲的佛得角群岛)的动物关系甚远。再例如,南美洲大陆的化石,比之与其他大陆的化石,与现生的南美洲物种更为相似。怎样解释这些现象呢?这个问题常常萦绕在达尔文的头脑。但在航行中,达尔文还没有形成明确的物种演化的观念。

达尔文成为一名进化论者,其转折点在1837年3月到7月。这时,达尔文认识到,如果假定物种是逐渐变化的,他在航行考察中所收集到的许多事实,都可以一一得到合乎逻辑的解释。他打开了第一本关于物种演变的笔记本,着手搜集有关物种演变的证据。到了1839年,达尔文的物种形成和进化的观点,包括自然选择的学说已经定型。1844年前,他已经整理好一篇重要论文,其中包含了后来的《物种起源》一书的主要论点。

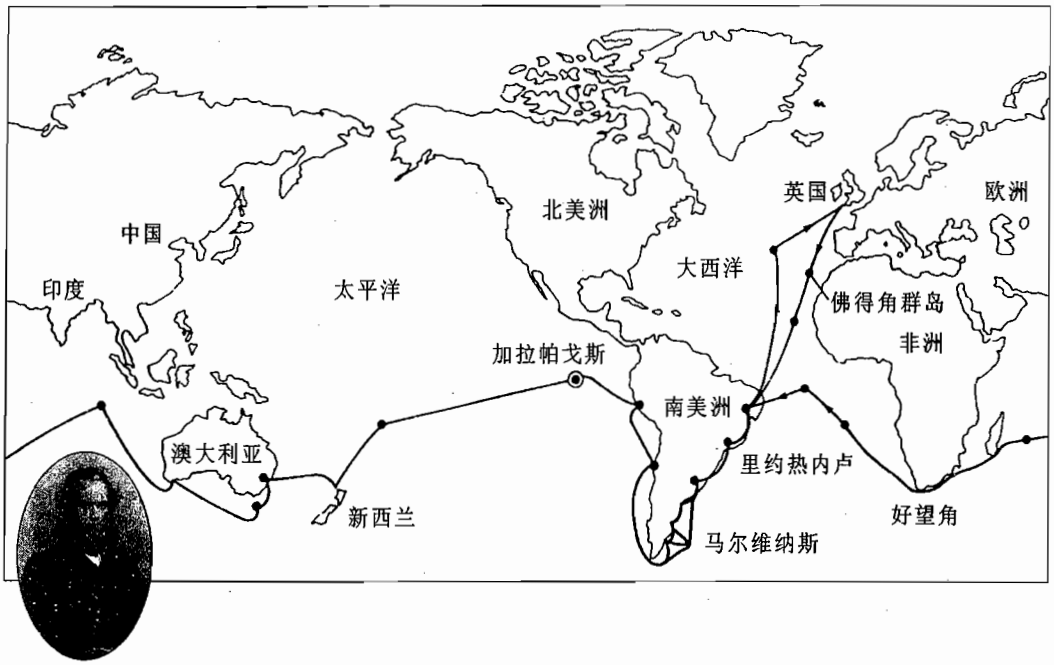


图 25.1 达尔文乘贝格尔号考察的路线

19 世纪 50 年代,另一位英国学者华莱士(A. R. Wallace,1823—1913)在印度尼西亚做野外工作,构思出一个和达尔文的观点相同的理论。1858 年 6 月达尔文收到华莱士的一封信,附有论文手稿。信中说,如果他认为这篇文章很新颖有趣,就请他送给赖尔(C. Lyell,1797—1875)看看。达尔文立即将华莱士的文章转交给赖尔。1858 年 7 月 1 日,两位著名科学家也是达尔文的好友赖尔和胡克(J. D. Hooker,1817—1911)在林奈学会公布了华莱士的文章和达尔文 1844 年论文的摘要。1858 年 8 月 20 日载有这些文章的《会刊》出版。1859 年 11 月达尔文关于生物进化的划时代的巨著《物种起源》(Origin of Species)出版。

《物种起源》的出版给特创论以沉重的打击,使生物学终于摆脱了神学的羁绊,而作为一门科学站立起来。《物种起源》出版一个半世纪以来,进化生物学有了巨大的发展。但《物种起源》出版引起的争论,至今也没有完全平息下来。尽管如此,达尔文已经被人们奉为人类最伟大的科学家之一而载入史册。在进化生物学范围内,至今很少有人能和达尔文的贡献相比,没有哪一个研究者给该学科的发展如此大的推动。虽然有人一次又一次地宣称已经把达尔文驳倒,达尔文的许多观点和他所掌握的证据至今仍富有生命力。

达尔文在进化论方面的贡献是多方面的。最重要的是完成了两个理论突破:一个是提出共同由来学说(theory of common descent),一个是提出了自然选择学说(theory of natural selection)。

25.1.2 多重证据支持共同由来学说

达尔文比较分析了加拉帕戈斯群岛不同岛屿上地雀(finch)的异同,又分析了这些海岛地雀与邻近南美洲大陆地雀的异同,指出这些加拉帕戈斯群岛上的不同地雀具有共同祖先,由来自南美洲大陆的共同祖先演变而来。达尔文进而推断所有动物有一个共同祖先,所有植物有一个共同祖先,乃至所有生物有一个单一的起源。共同由来学说的提出和发展,不仅仅是缜密而深入思考的产物,而且得到大量证据的支持。

加拉帕戈斯地雀与共同由来学说

这些证据首先来自生物地理学。加拉帕戈斯群岛动物和邻近南美洲大陆的关系是这方面的一个经典性例证。加拉帕戈斯群岛位于东太平洋,离厄瓜多尔海岸 600 km。这些由火山喷发而形成的岛屿,地跨赤道两侧。它们只有短短 100 万年历史,从未和大陆相连过。岛上生物很少,但有一些生物却是岛上独有的物种。达尔文考察了这里的仙人掌,26 种陆栖鸟类,巨大的陆龟,鬣鳞蜥(iguana)等生物。最使达尔文看重的是 13 种彼此关系密切的地雀(图 25.2)。这是一群像麻雀一样大小的小鸟,同属于地雀亚科(subfamily Geospizimae),统称之为加拉帕戈斯地雀(Galapagos finches)。它的区别主要在喙的形状和大小上。不同的喙适应不同的食物:大小不同的种子、仙人掌和昆虫。它们是从哪里来的呢?

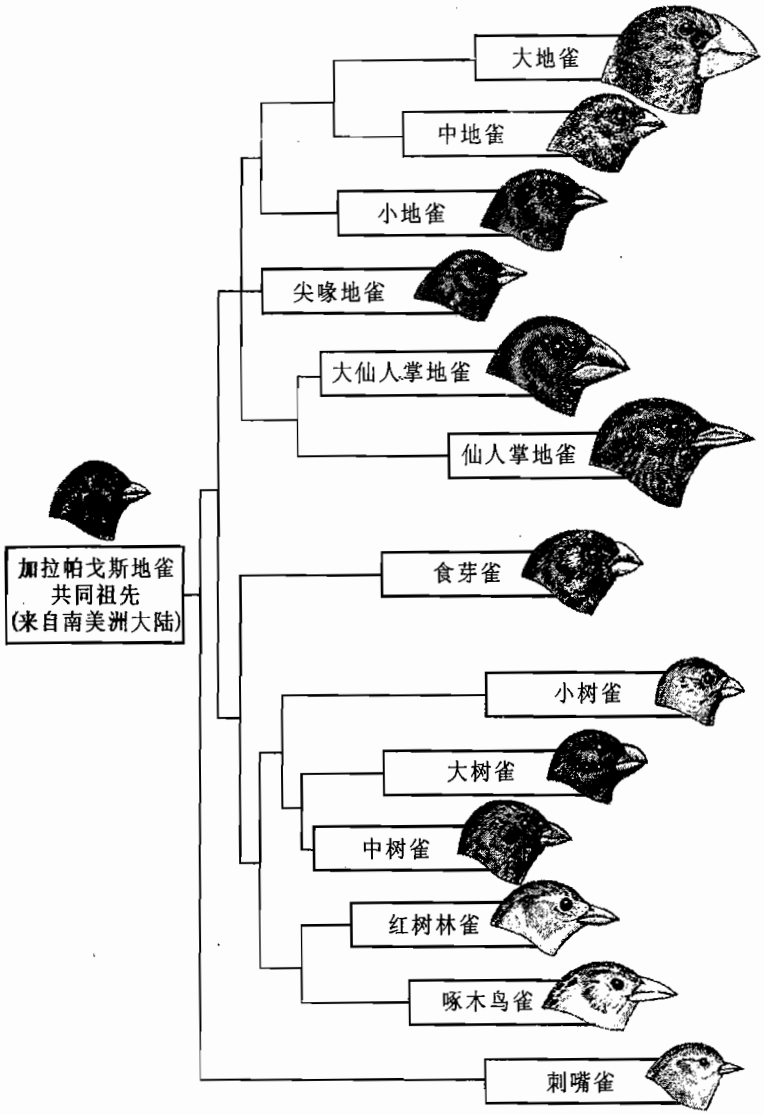


图 25.2 加拉帕戈斯地雀系统树 自上而下,从大地雀到仙人掌地雀,生活在加拉帕戈斯群岛各岛屿比较干燥的海岸,以种子为食.从食芽雀到啄木鸟雀,生活在各岛比较湿润的森林,食芽雀以树木枝条上的芽为食,其他的树雀以昆虫为食。最后的刺嘴雀生活在邻近 Cocos 岛的矮生灌木林中,以小昆虫为食(引自 Purves 等,1995)

南美洲、非洲、澳洲是 3 个地处南半球的大陆,自然条件相似,但动物区系迥然不同,分属不同的动物地理区。达尔文看到,海岛动物和邻近大陆的动物有着密切的关系。加拉帕戈斯群岛上的动物属于南美洲大陆的类型,和南美洲大陆有密切的关系。佛得角群岛(Cape verde)是邻近非洲西海岸的火山岛,那里也有一些独有的物种,却属于非洲大陆类型。加拉帕戈斯群岛和佛得角群岛都是地处热带的火山岛,自然条件相似,但居住其中的生物却彼此大不相同,而同各自邻近的大陆生物相似。那么,这些海岛上的独有生物,其祖先是否来自邻近大陆的迁移者呢?

1837 年 3 月鸟类学家古尔德(John Gould)告诉达尔文,从加拉帕戈斯群岛采回来的鸟类嘲鹀(mocking-bird)的标本中,岛与岛之间有着明显的差异,它们是不同的物种。这使达尔文看到海岛与邻近大陆动物的关系以有趣的形式在同一群岛内部表现出来。那么,一个岛屿独有的物种和邻近岛屿上非常相似而又不同的物种之间有没有什么关系呢?

面对环球考察中产生的问题,达尔文认识到,如果抛弃掉物种不变的陈旧观念,这些现象都可以用自然的原因给予合乎逻辑的解释。大陆的生物由于偶然的原因来到这些新生的岛屿。这些迁移者生活在自然条件和大陆不同而又相对隔离的海岛上,逐渐发生变异,形成海岛独有的物种。同样的道理,当某种迁移者从一个岛屿进入另一个岛屿,由于岛屿之间食物资源及种间关系的不同,而演变成新的物种。加拉帕戈斯地雀就是以这种方式形成的。来自南美洲大陆的地雀,在群岛内多次迁移,在它们登陆的岛屿上,由于当时可供使用的食物资源不同而发生变异,先后形成 13 种在喙的形状和大小上互有差异的物种(图 25.2)。它们都是群岛独有的物种,而且都是来自南美洲大陆的地雀的后裔。达尔文由此引申出一个重要概念,那些彼

此相似而又互有区别的物种来自一个共同的祖先，它们有一个共同由来。它们之间有或近或远的亲缘关系。

形态学的比较研究为共同由来学说提供重要证据

共同由来学说一经提出，就得到来自生物学各分支学科的支持。比较解剖学是一个重要的提供证据的学科。正如大家所熟知的，人的上肢、马的前腿、海豚的鳍足、蝙蝠的翼手，功能不同，外部形态也有显著差异。然而，它们的骨骼构造却是相似的，它们有一个共同的结构模式：最上端是肱骨，下面是相互平行的尺骨和桡骨，再下面是由一组小骨骼组成的腕骨，最下端则是前后相连的掌骨和趾骨。它们还有相似的肌肉和血管。在胚胎发育过程中，它们都是从相同组织发育而来。在巨大的多样性中蕴含着如此高度的统一性。它们之间存在一种什么样的关系呢？

爬行动物、鸟类和哺乳动物是陆栖的脊椎动物。根据化石记录，最早的陆生脊椎动物是多少有些趴着行走的爬行动物，它们有一个颇为典型的 5 个趾的肢骨。随后，不断扩展其生存环境，占领一个又一个新的陆地环境。其中有少数后裔甚至重新退回海洋，重新适应那里的环境。因此，在翼龙（Pterosaur）（恐龙的一种，已灭绝）、鸟类、蝙蝠这样的谱系中，5 趾肢体逐渐演变成各种飞行器官。在海豚、企鹅这样的谱系中，5 趾肢体演变成类似鳍的游泳器官。在其他谱系中，现代马经过慢慢的修饰成为具有一个趾的较长的肢体，鼹鼠及其他洞穴动物成为瘤状肢体，大象的肢体成为柱状，而人的灵活的手臂和能自由抓握的手则是能制造和使用工具的器官（图 25.3）。这样功能各异的前肢有一个共同来源，它们都来自原始陆生脊椎动物 5 趾型的肢体。那些不同物种因为来自共同祖先而具有的相似性的结构称为同源结构（homologous structure）。生物学家对任何两个物种，分析比较它们有哪些同源的结构和性状，有哪些不同源的结构和性状，据此判定其亲缘关系的远近。

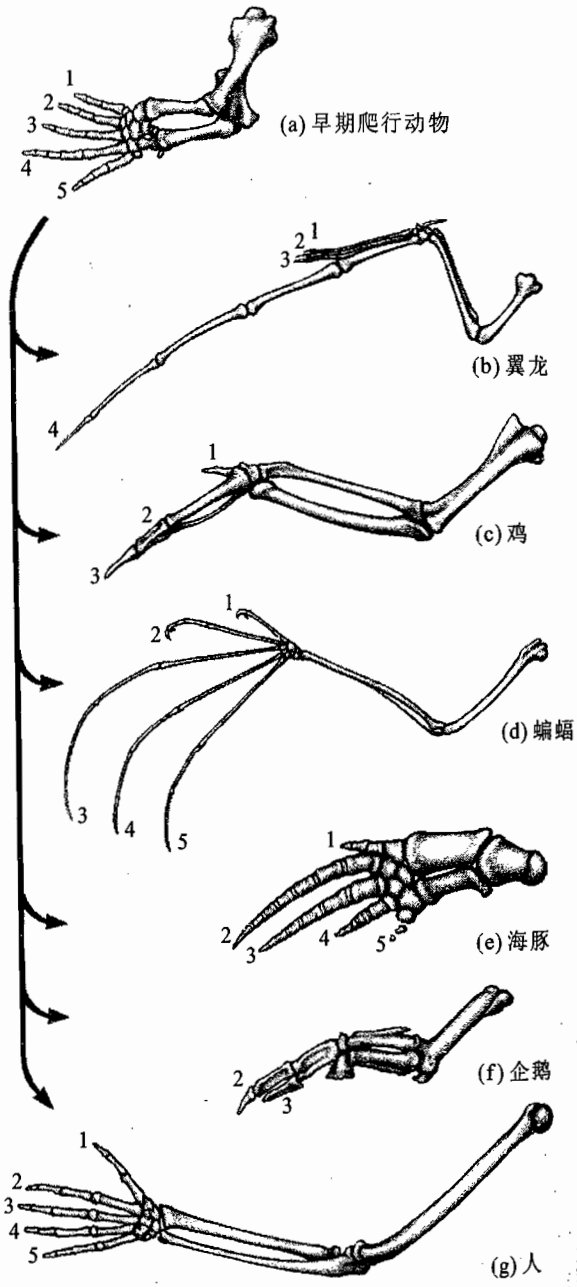


图 25.3 几种脊椎动物前肢结构的比较 从远古早期爬行动物一般形态开始，进化出的脊椎动物不同前肢，它们具有相似的骨骼结构，保留着原始骨骼的数量和位置（引自 Starr 等，1997）

胚胎学也为共同由来学说提供了有力的证据。所有脊椎动物的胚胎，在其发育早期都有这样的一个阶段：没有成对的附肢，却有一个相当大的尾，有鳃囊和鳃弓，脑子很小，心脏是两腔的，前端连着通往鳃的动脉弓，后端连着静脉（图 25.4）。在成年的鱼中仍然保留了鳃和两腔心脏，而在其他脊椎动物中，进一步的发育使鳃消失了，心脏的构造也发生了变化。动物个体发育是按规定的途径一步一步完成的。所有的脊椎动物继承了来自远古的相同的发育程序，使它们具有一个彼此相似的早期胚胎发育阶段。这是所有脊椎动物从共同祖先进化而来的一个有说服力的证据。

化石纪录为共同由来学说和生物进化提供了直接证据

保存在不同地质年代的层积岩中的化石生物之间是否存在连续性，和地球上物种进化的观点有着十分密切的关系。在 19 世纪上半叶，直到达尔文发表《物

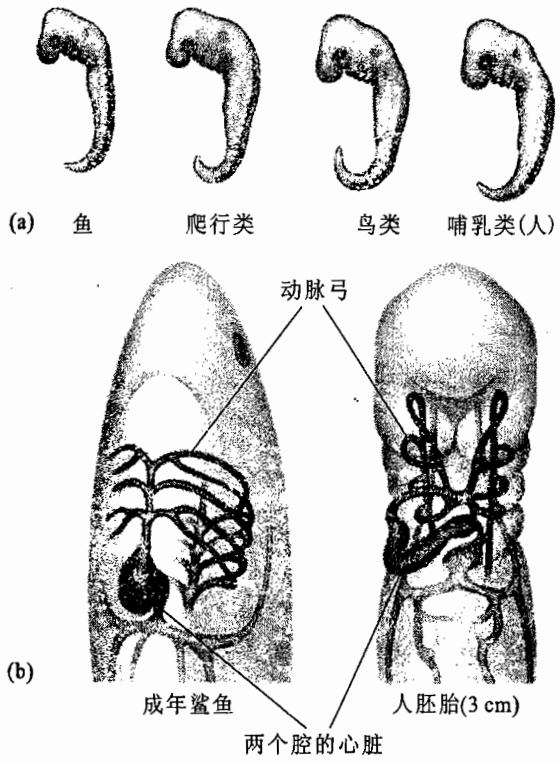


图 25.4 脊椎动物的早期胚胎 (a) 成年脊椎动物有着巨大的多样性，而早期胚胎却非常相似。(b) 爬行类、鸟类、哺乳类的早期胚胎仍有似鱼的结构(引自 Starr 等，1997)

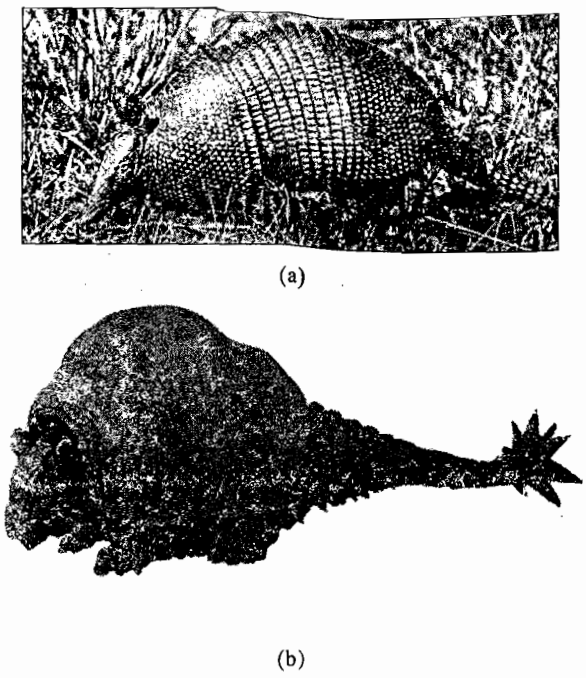


图 25.5 犰狳(a)和雕齿兽(b 已灭绝) 这两种动物都有不常见的骨板和鳞板，并分布于同一区域(引自 Starr 等，1997)

种起源》，在博物学家中，主张不同地层中的生物没有连续性的，仍然占到大多数。

达尔文在南美洲阿根廷发现了巨大的雕齿兽(glyptodont)化石。使他十分感兴趣的是，在地球上所有的生物中，只有生活的犰狳(armadillo)和这种已灭绝的雕齿兽相似(图 25.5)。它们是哺乳动物，都有很不常见的骨板和鳞板。而且在地球上所有地方，只有在犰狳生活的同一地区才有可能找到雕齿兽的化石。雕齿兽和犰狳之间性状上的差别说明它们属于不同物种，而它们之间的高度相似说明它们之间有着亲缘关系。如果雕齿兽不是犰狳的直系祖先，也可能是旁系的远祖。

达尔文关于雕齿兽和犰狳的论述是富有洞察力的。但它们还没有能构成一个谱系。一些博物学家声称，如果没有在地层中找到令人信服的、完备的化石生物的谱系，地层中生物的不连续性就是不可动摇的。

现代马(Equus)，包括马、驴、斑马，是高度特化的哺乳动物。它有两个其他动物没有的特征：它的足上仅有一个趾(第三趾)，磨牙的齿冠高，咀嚼面上有复杂的棱脊。1860 年，达尔文发表《物种起源》后一年，人们在地层中发现了三趾马，接着又有许多惊人的发现。到了 19 世纪七八十年代一个相当完整的化石马谱系已经形成。如图 25.6 所示，在最后一个冰期，即一万年前的更新世末期，现代马已经现身。在 180 万年前的上新世地层中，有多种三趾马和单趾马。其中，上新马(*Pliohippus*)是和现代马相似的单趾马，体型比现代马小。人们认为，现代马正是这种小型单趾马的后裔。再向前追溯到 500 万年前的中新世，已不见单趾马的踪影，但在多种三趾马中，有一种草原古马(*Merychippus*)，一个趾长，还有两个不着地的短趾。为三趾马和单趾马之间的过渡类型。追溯到 2400 万年前，渐新世的中马(*Mesohipps*)，也是三趾马，但三趾一样长。3800 万年前的始马(*Hyracotherium*)是一种四趾马，大小如犬，这时见不到三趾马。从始马到中马到草原古马到上新马再到现代马，人们看到三个明显的进化趋势：体型愈来愈大，趾的数目不断减少，磨牙的咀嚼面愈来愈复杂。如果把 4000 万年内马科化石都包括进来，正如图 25.6 右边分支图所示，那就是一个多分支的系统树。马科谱系是第一个搞清楚的化石生物谱系，它为进化论提供了有力的古生物学方面的证据。

值得注意的是，纵观各个地层化石，生物进化的总趋势是，生物体结构的复杂性在逐渐增加。最早出现的是内部结构比较简单的原核生物，然后是真核生物。先是单细胞真核生物，然后是多细胞生物。脊椎动物几个纲的先后顺序是鱼类、两栖类、爬行类，最后是鸟

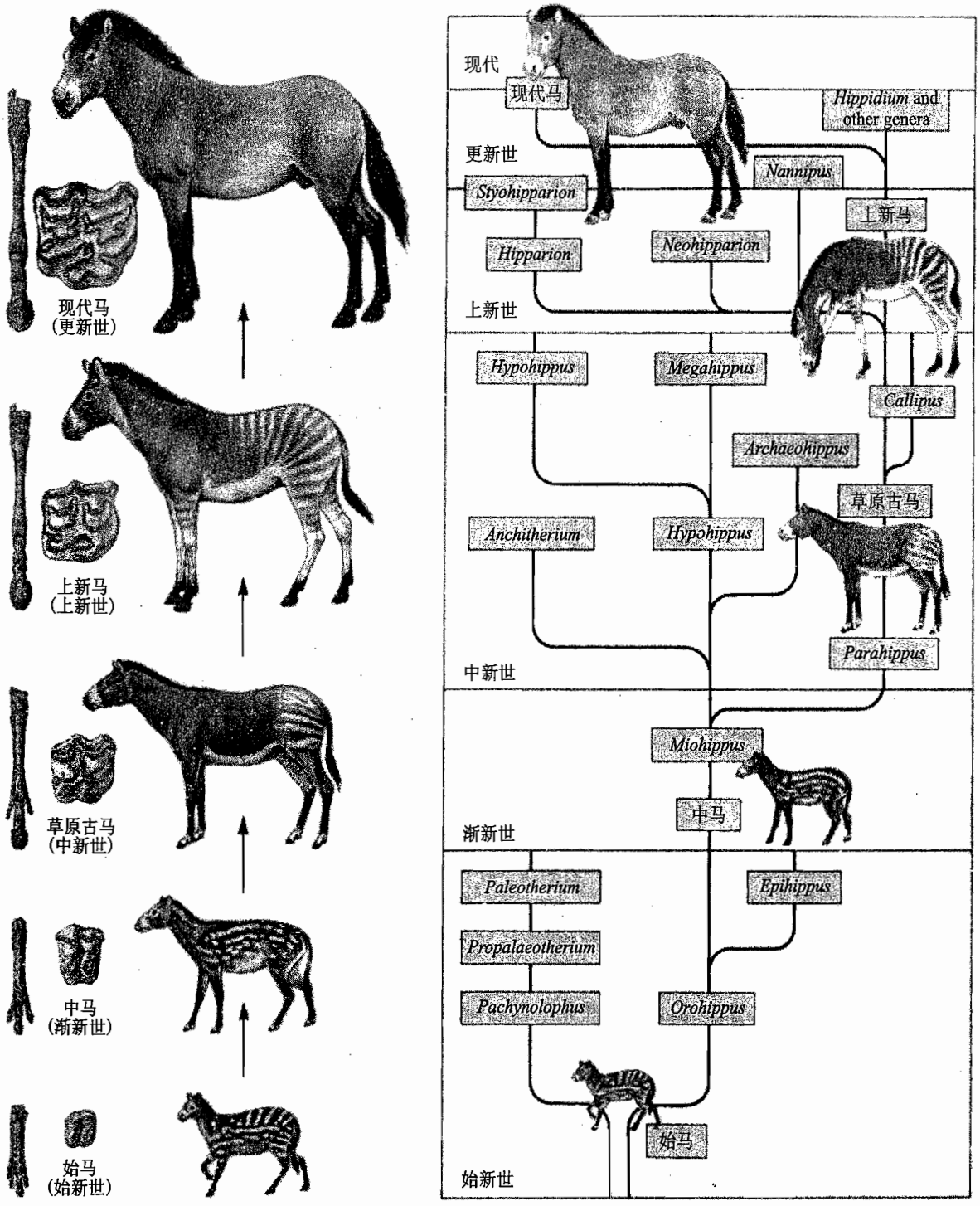


图 25.6 马的进化历史(引自 Campbell 等,1993)

类和哺乳类等。这些顺序同生物学家对现生生物进行同源性状分析得出的结论是一致的。这说明,化石记录和来自生物地理学、比较解剖学、胚胎学等方面的证据之间可以而且应该相互补充、相互印证,并构成完整的证据链,为共同由来学说奠定了坚实的基础。进化论的巨大魅力就在于,每一个生命科学的分支领域(如生物化学、植物学)所发生的现象,都印证了共同由来学说的正确性。除了用进化论解释外,没有一种说法使生物学所有现象显得如此的合情合理。

25.1.3 人工选择的效应是自然选择的一个有用的佐证

在达尔文提出自然选择学说时,自然选择还只是达尔文根据若干生物界普遍存在的事实所做出的推论。

达尔文根据观察提出,自然界没有两个生物个体是完全一样的。群体是由同种个体组成的。在群体中存在着相当大的变异性。在众多的变异中,至少有一部分能够遗传给后代。达尔文注意到,生物具有巨大的生殖能力。自然界能提供给每一种生物的生活资源是有限的。而在自然界,生物群体的个体数量却往往是相对稳定的。达尔文由此推论,在一个群体中,个体之间存在着生存斗争。由于生存斗争是在互有差异的个体之间进行的,那些具有"有益的"性状的个体将获得更多存活和生殖的机会。代复一代,群体发生变化。其中具有"有益的"性状的个体增多,具有"有害的"性状的个体减少。这种有差别的存活和生殖就是选择。在达尔文之前,也曾有人谈论过选择。但他们认为,选择仅仅在于淘汰脆弱的个体,不能促使新东西的出现,不能导致进化。达尔文却认为,通过连续的选择,可以更加适应所处的环境,可以使轻微的变异积累起来,出现新的结构和功能,并导致新物种的形成。

达尔文深知,要人们相信这一假说必须拿出有说服力的证据。在这里,一个重要问题在于,种内个体之间轻微的变异,能不能以及怎样才能将变成变种之间乃至物种之间的显著的变异。自然界中的进化太缓慢了,达尔文把目光投向动物和植物培育者的活动。他认为,人工选择(artificial choice)和自然选择极为相似,人们可以从这里观察到选择的效应。

在家养动物和栽培植物的培育中,人们根据经济的或观赏的要求,选择那种具有目标性状的个体作为亲本来繁育后代。经过连续的选择,培育对象发生巨大变化,以至于和他们作为由来的野生物种很少相似。由于选择目标的不同,在家养动物和栽培植物的不同品种间,也表现出巨大的差异。达尔文曾收集并研究多种鸽的品种。达尔文认为,如果把它们拿给鸟类学家去看,并且告诉他,这些都是野鸟,他一定会把它们列为界限分明的物种的(见章首插图)。

金鱼是起源于我国的著名的观赏鱼类。金鱼和鲫鱼的染色体数目是相同的。它们的二倍体染色体数都是100条($2n=100$)。实验证明,无论哪一种金鱼都能够和野生的鲫鱼交配,交配产生的后代具有正常繁殖能力。尽管金鱼在体色、体型、眼、鼻、鳍和鳞等方面都发生了显著的变异,它和鲫鱼仍属于同一物种:*Carassius auratus*。这些事实也证明了野生鲫鱼是现代金鱼的祖先。

我国学者陈桢追溯了鲫鱼在家养条件下演变成金鱼的历史,为说明人工选择的效应提供了一个令人信服的例证(图25.7)。据考证,宋朝初年(公元10世纪末),在嘉兴和杭州已有野生有体色变异的鲫鱼(金鲫)的放生池,使金鲫由野生进入半家养状态。公元

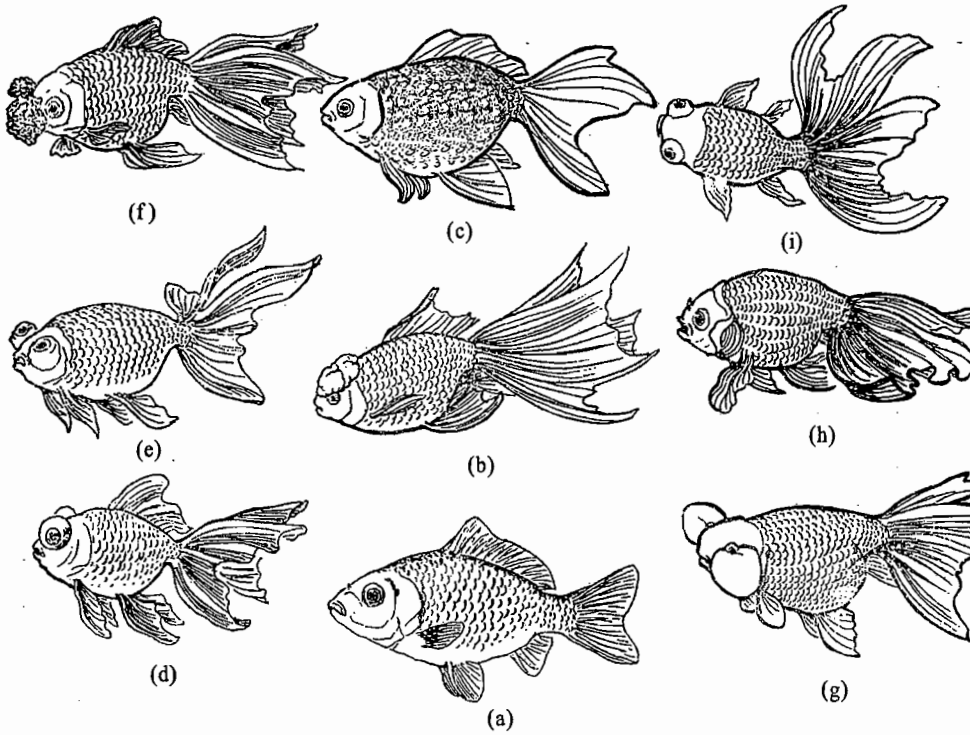


图25.7 人工选择:几种观赏金鱼及其近祖金鲫鱼

(a)金鲫鱼,金鱼较近的野生祖先。(b)鹅头鱼。(c)珍珠鱼。(b、c为丹凤鱼系)。(d)龙睛鱼。(e)望天鱼。(f)绒球鱼。(d、e、f为龙睛鱼系)。(g)水泡眼。(h)翻鳃鱼。(i)蛙头鱼(g、h、i为蛋形鱼系)(引自张瑞清,1985)

12 世纪初叶宋高宗在杭州建造御花园，专设鱼池，广收各地金鲫，士大夫纷纷仿效。逐渐采用人工喂养和人工繁殖的方法，使野外金鲫进入大规模家养时期。随后，又逐渐由池养过渡到盆养和缸养。1547 年在杭州，缸养的金鲫中，出现了深红色的“火鱼”，引起人们的兴趣。1579 年用盆、缸饲养金鲫风气日盛。由野生到半家养再到家养，由池养到盆养，人们对金鱼进行变异的选择和品种间的隔离的力度越来越大，金鱼的变异也越来越大。1848 年以后，中国开始出现金鱼的人工选种和人工杂交。在此过程中人们从单单注意体色的变化逐渐扩展到体型、眼、鼻、鳍和鳞等部分的变异。经过长期连续的选择，终于形成了红似火、白如雪、蓝若繁星、橙似黄花的瑰丽多姿的金鱼世界。这些金鱼在外部形态上和鲫鱼的差别显著地大于鲫鱼和其他硬骨鱼类的差别。

达尔文将自然选择学说看成是人工选择原理在自然界的应用。他认为，由于家养生物普遍具有变异，而且很多变异是可以遗传的，那么人们根据自己的嗜好，把某些比较符合要求的变异挑选出来，让它们传留后代，把其他变异淘汰掉，久而久之，经过累积过程，微小变异就可以变成显著变异，成为能满足人们某种需要的品种。自然界的生物也普遍存在轻微变异和个体差异，许多变异也是有遗传倾向的，自然选择也在每一个世代中挑选用来繁殖传代的个体，而淘汰掉其他个体。经过长时间反复的选择，在自然界也会出现类似人工选择那样的效应：微小变异积累成显著变异。生物因此变得更加适应其生存的环境。

在人们讨论达尔文如何创造自然选择理论时，总要谈到马尔萨斯（T. R. Malthus）对达尔文的影响。1838 年 10 月，达尔文读了马尔萨斯《论人口》受到启发。他在回忆录中写道：“1838 年 10 月……我为了消遣偶尔翻阅了马尔萨斯《论人口》一书，当时我根据长期对动物和植物的生活方式的观察，就已经胸有成竹，能够去正确估计这种随时随地都在发生的生存斗争的意义，马上在我头脑中出现了一个想法，就是，在这些环境条件下，有利变异应该有保存的趋势，而不利变异则应该有消亡的趋势。这样的结果应该会引起新种的形成。”对于达尔文在构思自然选择理论时是否接受和在多大程度上接受了马尔萨斯的影响这个问题，始终存在着不同的看法。在这个问题上，正确的做法是既不要无限夸大马尔萨斯的影响，也不要完全否认存在某种影响。

首先，马尔萨斯人口论和达尔文的进化论，虽然在个别的地方有某种相似点，但从总体上看，这是两种很不相同的理论。马尔萨斯主张，人口的增加将会超过食物所能供给的程度，最终必然将通过饥饿、疾病、瘟疫或战争等使人口减少。马尔萨斯人口论是早期资本主义社会激烈竞争、经济危机、严重失业（人口相对过剩）等社会现象在社会学中的反映，也是社会学为解决这些社会矛盾而提出的理论。达尔文主张，自然选择可以使轻微的有利变异积累成显著的变化，造就新的物种和新的类型，并用这个学说给生物界的多样性与统一性以合理的解释。有人认为，达尔文的进化论不过是把马尔萨斯人口论套用到生物学。这种说法是没有根据的。

另一方面，我们也不要完全否认马尔萨斯的影响。人口论认为人口增长大于食物增长与自然选择学说认为自然界中普遍存在繁殖过剩确有相似之处。即使马尔萨斯关于人口成几何级数增长，食物成算术级数增长的论断是错误的，任何生物学家都不能否认自然界中确有达尔文所说的繁殖过剩现象。当达尔文看到马尔萨斯关于人口增长的论断时，联想到繁殖过剩，进而联想到自然选择是完全可以理解的。有人认为，达尔文在回忆录中说的那一段“可能是一种托词”。这种观点也有失偏颇。

在达尔文的理论框架中，可遗传变异和繁殖过剩为自然选择学说的两个重要事实根据。达尔文关于群体内普遍存在可遗传变异的论述已经为现代群体遗传学所证实。正如 20 世纪著名的进化生物学家迈尔（E. Mayr）所指的，这是自然选择的前提，也是整个进化思想的前提。至于繁殖过剩与生存斗争，在某些群体中，自然选择需要个体之间为争夺生活资源而进行的斗争。然而，情况并非总是如此。群体遗传学认为只要群体内存在不同基因型个体，而这些不同基因型个体在存活和繁殖方面出现差异，不管有没有繁殖过剩和生存斗争，就会发生自然选择。

时至今日，在自然界存在自然选择，并且是生物进化性变化的一个重要因素，已经是不争的事实。而在达尔文提出这一学说时，它却是一个惊世骇俗的思想。根据达尔文的论述，进化的动因完全是自然的，上帝无所事事。这无疑是在生物学领域彻底废黜了上帝的作用。

25.2 生物的微进化

现代进化生物学将生物进化区分为微进化（mi-

croevolution)和宏进化(macroevolution)两种进化。微进化是在物种范围内,随时间的推移,群体遗传结构发生的变化。这类变化可能是新物种产生的前兆。实验室的试验(如对果蝇所作的实验研究)和实地考察(如对曼彻斯特地区椒花蛾的考察)都证实了微进化的存在。宏进化是研究物种及物种以上的分类群是如何演变的。它的证据通常来自化石记录以及为重构生物之间的关系而进行的 DNA 比较。

25.2.1 群体是生物微进化的基本单位

一群能互相繁育的个体组成群体(population)。生物个体的基因型一般是终生不变的,个体不是进化的单位。群体则不然。在群体中,随时间的推移,哪一种可遗传的性状占优势,则是可以变化的。代复一代,具有某种性状的个体数量可能会越来越多,而具有另一种性状的个体可能逐渐消失。有性生殖的生物,只有在群体中才能完成生殖,群体是生殖的基本单位,它也是微进化的基本单位。

作为一个专门的名词术语,population 有两个相近而又不完全相同的定义。遗传学家将 population 定义为一群相互繁育的个体。我国遗传学家将之译为"群体",又称之为孟德尔群体(Mendelian population)。群体有大有小,一个物种是最大的群体,在实验条件下的一群同种个体也是一种群体,即实验群体。生态学家将 population 定义为在一定空间范围内同时生活着的同种个体的集群。它是在生物组织结构层次中介于个体和群落(community)之间的层次。我国生态学家将之译为"种群"。两个定义实际所指往往总是相同的。本书在讨论微进化时,按照多数遗传学家的意见,使用前一个定义,称之为群体。在讨论生态学问题时,按照多数生态学家的意见,使用后一个定义,称之为种群。

群体思想,即认为一个生物群体是由同种的而又互有差异的个体所组成,是达尔文全部理论特别是自然选择学说的前提。但达尔文不知道什么是群体的遗传结构。达尔文是把它当做黑匣子来处理的。在达尔文以后,特别是 20 世纪初孟德尔的工作重新被发现以来,这个黑匣子逐渐地被打开了。到了 20 年代群体遗传学应运而生,进化论和遗传学走向结合。40 年代,现代综合论(the Modern Synthesis)形成了,它包括达尔文的大部分思想,并从群体遗传结构的角度给予了新的诠释。

在一个生物群体中,个体之间既存在着一定的相似性又存在着差异。同种的个体都有相同的染色体组型。减数分裂时,来自不同亲本的同源染色体可以配对,唯有如此,生殖过程才得以完成。同种个体有相同的基因,它们在染色体上的座位相同。这说明同种个体确有相似的一面。但是所有真核生物总有一定数量的基因座位有 2 种或 2 种以上不同的等位基因。用电泳法测定发现生物个体平均可能有 10% 的基因座位是杂合的,一个物种可能平均有 30% 到 50% 的座位有不同等位基因。多种基因型及与之对应的多种表型,能分别适应可能遇到的多种环境条件,这在整体上对群体的生存和延续是有利的。濒危的物种是例外,它们由于经历了一次严酷的环境的剧变,大量个体死亡,群体的变异性大为衰减。今天猎豹(*Acinonyx fubatue*)仅仅在东非、南非和伊朗北部各有一个很小的群体。东非群体的基因座位只有 1.4% 是杂合的,和其他猫科动物相比是一个非常低的数字。南非群体仅仅有 0.04% 的基因座位是杂合的。这是一个很极端的例子,它不仅低于哺乳动物的平均数(图 25.8),甚至低于某些实验鼠的高度自交的品系。失去栖息地是威胁猎豹生存的重要因素,在遗传上如此小的变异性对它也是十分危险的。

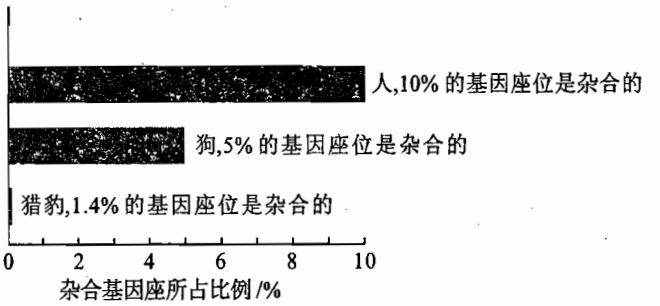


图 25.8 猎豹的遗传变异比人和狗的小得多

在自然群体中,不仅贮存有大量的变异,而且能将这些变异进行重组。在有性过程中,通过以下三个环节实现遗传重组:一是减数分裂中同源染色体的独立分配,一是减数分裂中非姐妹染色单体的交换,一是精子和卵的随机结合。原先在不同个体中的两个非同源染色体和同源染色体上的等位基因,都有可能在有性过程中重组在一个新的个体上。如果不考虑复等位基因,一对等位基因(A、a)经重组可形成 3 种基因型:AA、Aa、aa。两对等位基因(A、a,B、b),可以形成 9 种(即 3^2)不同的基因型:$AABB$、$AABb$、$AAbb$、$AaBB$、$AaBb$、$Aabb$、$aaBB$、$aaBa$、$aabb$。总的公式是:3^n,n 是具有两

种等位基因的座位数。由于在自然群体中,有两种或两种以上等位基因的基因座位数以百计,甚至数以千计,可能形成的基因型的数目将是一个天文数字。由此,我们不难理解,每个生物个体在遗传上都是独特的。

一个群体中全部个体的基因的总和称为基因库(gene pool)。一个基因座位上的不同等位基因在群体中的频率称为等位基因频率(allele frequency),常称为基因频率(gene frequency)。群体中各种等位基因的频率,以及它们在各种基因型中的数量分布构成群体的遗传结构(genetic structure of population)。

25.2.2 理想群体的哈迪-温伯格平衡

为了探讨群体遗传结构变化规律,我们先考察一下,在一个假设的排除了任何干扰因素的理想群体中,单凭随机的有性生殖过程能不能使群体遗传结构发生变化。这里所说的理想群体是具备以下条件的群体:① 群体足够大;② 和其他群体完全隔离,它们之间没有基因交流;③ 没有突变发生;④ 交配是随机的;⑤ 没有自然选择。在理想群体中,世代之间,群体的遗传结构保持不变。

我们重点考察理想群体一个基因座位的等位基因 A、a 的动态。设第 1 代有 1 000 个体。其中,基因型属 AA 的 810 个,基因型 Aa 为 180 个,基因型 aa 为 10 个。3 个基因型的频率是:AA 为 810/1000 = 0.81,Aa 为 0.18,aa 为 0.01。

根据基因型频率,可以计算出等位基因频率。在二倍体有机体中,每个基因座位有 2 个等位基因,该群体共有 2 000 个位的等位基因。我们将基因型 AA 个体数乘以 2 即 810×2 = 1 620,加上基因型 Aa 个体数 180,就是等位基因 A 的数目,1 620+180 = 1 800。等位基因 A 的频率,用字母 p 代表,p = 1 800/2 000 = 0.9。同理等位基因 a,用字母 q 代表,为 0.1。

当第 1 代个体形成配子时,由于所有的个体获得生殖成功的机会是相等的,配子中两个等位基因的频率和亲本种群中的频率应该是相同的,即基因 A 的频率为 0.9,a 为 0.1。当雌雄配子结合产生合子时,由于交配是随机的,在第二代中,产生基因型 AA 个体,即从雌、雄配子库中各取一个等位基因 A 的概率为 $p \times p$ = 0.81。因而,基因型 AA 的频率即为 81%。同理,基因型 aa 的频率 $q \times q$ = 0.01。产生杂合的基因型 Aa 有两个途径:携带 A 的卵子和携带 a 的精子结合,或者携带 a 的卵子和携带 A 的精子结合。所以基因型 Aa 的频率为 $2pq$ = 0.18。3 种基因型的频率的总和应为 1,因而:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

AA 频率　Aa 频率　aa 频率

如果一个种群能满足上述方程的要求,即基因型 AA 频率为 p^2,Aa 为 $2pq$,aa 为 q^2。第 2 代的等位基因频率则和第 1 代相同。设第 2 代等位基因为 p' 和 q',则有:

$$p' = p^2 + pq = p^2 + p(1-p) = p^2 + p - p^2 = p$$

理想群体从一个世代到下一个世代遗传结构不变,说明了如果没有其他因素作用,单凭有性生殖过程不能导致群体遗传结构的变化。不管经过多少代,在有性生殖过程中,等位基因随机地被分配到不同配子,经过受精作用又被结合到不同基因型中,等位基因的频率保持稳定。群体处于这种状态,称为哈迪-温伯格平衡(Hardy-Weinberg eguilibrium)。

25.2.3 5种因素导致群体遗传结构的变化

在理想群体必须具备的 5 个条件中,任何一个发生了偏离都会打破平衡,都能引起群体遗传结构的变化。与这 5 个条件相对应的有 5 种导致群体遗传结构发生变化的因素。这些因素是:遗传漂变、基因流、突变、非随机交配和自然选择。

遗传漂变(genetic drift)是指基因频率在小群体里随机增减的现象。在一个大的种群中,个体数量很大,极少数个体,由于偶然的原因从种群中消失,不会引起基因频率发生较大的波动,其影响可以忽略不计。如果种群很小,小到只有 100 或更少的个体时,群体遗传结构将会产生漂移。

例如,从一个群体分出少量个体迁徙到新的地方形成新的群体,所有基因都来自少数个体,新群体的遗传结构往往和原群体有显著差异。美国宾夕法尼亚州有一个被称为 Dunkers 的孤立人群。他们从法国的黑森(Hesse)州迁来。他们遵奉的宗教不允许和群体以外的人婚配,从而构成了一个隔离的交配群体。研究者调查了 Dunkers 人的体质特征,诸如 ABO、Rh 和 MN 血型,左利手或右利手等,发现 Dunkers 人某些基因的频率既和今日黑森州的人不同,也和周围的美国人相异。例如,Dunkers 人的 M 血型等位基因频率比黑森

州人和当地美国人的要高，而他们的 N 血型等位基因频率又比黑森州人和当地美国人低。研究者认为这是由于从黑森州迁来的人数较少所造成。

同一物种的不同群体之间的隔离往往是不完全的，存在程度不同的基因流动，称为基因流（gene flow）。基因从一个群体到另一个群体，既能被可移动的生物个体（包括植物的种子）所携带，也能被可移动的配子（如花粉）所携带。由于诸多因素，迁入者不一定能在繁殖上取得成功，因此，遗传上有效的移动者往往比实际上的移动者在数量上要小得多。单向的迁出，造成基因的流失。单向的迁入，引入外来基因。二者都会使群体遗传结构发生变动。群体之间双向迁移，即群体间互有迁出和迁入，会引起群体间遗传差异的减少，有使两个群体的遗传结构均一化的效果。

突变（mutation）是微进化的又一个因素。突变有两种：一种是基因突变或称点突变，一种是染色体畸变。基因突变可以产生等位基因，经过有性过程产生各种基因组合。基因突变还可以产生复等位基因，它的广泛存在进一步丰富了生物的多样性。基因的突变率一般是很低的。就一个基因座位而言，平均在 10^5 到 10^6 个配子中有一个发生突变。在一个大的群体中，短期内基因突变很难显著地改变基因频率。但突变加上基因漂变或自然选择的作用，突变基因可以迅速地增大它在群体中的频率。农业害虫、病原菌以及为害人体的原生生物（如疟原虫）的抗性进化就是一例（图 25.9）。当一种新的杀虫剂或抗生素第一次使用时，很少剂量能将几乎是所有个体杀死，但有极少数个体保留下来。这些个体由于机会发生突变，产生抗性基因，使它们得到保护，防止了药物的毒杀，因而得以继续生存和繁衍。在以后的世代中，敏感个体被抗性个体所取代，药物逐渐失去效力。

非随机交配（nonrandom mating）。交配是有选择的而不是随机的，是第 4 种能改变群体遗传结构的因素。然而，在群体中常常会出现非随机的近交，或者非随机的远交，并对群体的基因型频率产生影响，这个问题将在 25.2.8 中和杂种优势问题一并进行讨论。

自然选择是导致基因库变化的最重要的因素。自然选择作用的靶子是群体内遗传组成上互有差异的个体。那些能较好适应环境的个体将具有较强的存活能力和繁殖能力，会留下较多的后代；那些适应性较差的个体具有较弱的存活能力和繁殖能力，留下较少的后代，从而改变下一代的基因频率和基因型频率。自然

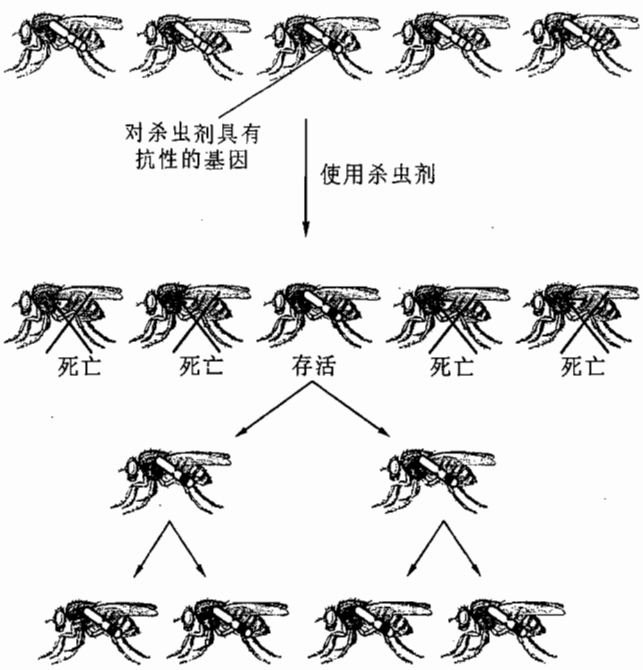


图 25.9 昆虫的抗性进化

选择并不是引起进化的唯一因素，但却是造成生物适应的唯一的因素和过程。

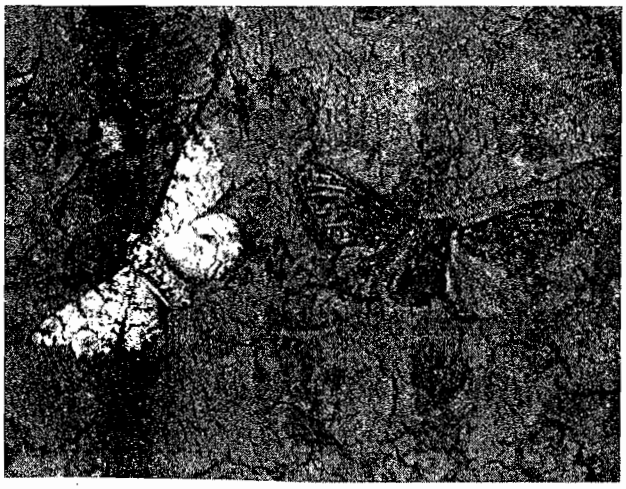
25.2.4 自然选择就是有差别的存活和生殖

达尔文为自然选择理论，收集到了不少事实材料作为支持的证据，但他还没有收集到一个自然选择的实例。他的理论并不是在分析具体的自然选择的实例基础上展开的。现在已经有了超过 100 个自然选择的实例被记录下来。今天，我们可以从分析实例出发，对自然选择进行分析和讨论。

一个被广泛研究的自然选择实例是椒花蛾（*Biston betularia*）的工业黑化（图 25.10）。椒花蛾有两种体色的蛾子。一种蛾子是浅色的，有黑色素的斑点，另一种完全是黑色的。椒花蛾夜里吃食，白天常常栖息在树干或者石头上。在 19 世纪英国工业革命之前，浅色的地衣覆盖在树干和岩石上。相对于这种浅色背景，浅色的蛾子的体色是保护色，黑色的蛾子却很显眼，容易被鸟类捕获。这时，黑色蛾子在英国比较罕见。许多黑色蛾子在能够生殖并将黑色基因传递给下一代之前，就可能成了鸟类的食物。黑色蛾子的存活率远低于浅色蛾子。19 世纪以后，工业污染杀死了大部分地衣，树干上的地衣消失，暴露出深色的树皮。在没有地

衣的树干上,黑色蛾子的体色反过来成为保护色,而浅色的蛾子在黑色的背景上凸显出来。在这里,浅色蛾子的存活率低于黑色蛾子,黑色蛾子多了起来。1848年人们才采集到第一个黑色蛾子的标本。到了1859年,曼彻斯特地区的椒花蛾群体85%的个体已经是黑色的了。到了1900年,在波士顿靠近工业中心的种群几乎全是由黑色蛾子组成的。

(a)



(b)

图25.10 在不同背景中的椒花蛾 (a)树皮上长满地衣,背景呈灰色。黑色蛾子凸显出来。(b)树皮上没有地衣,背景呈暗色白色蛾子凸显出来(引自Campbell等,2000)

对椒花蛾群体进行遗传分析表明,其体色的深浅由一个基因座位的等位基因所控制,黑色等位基因对浅色等位基因呈显性。浅色的、黑色的个体在不同条件下以不同的频率存在。在工业区放飞浅色的和黑色的蛾子,并跟踪观察其命运,证明浅色蛾子被天敌捕杀的概率比黑色蛾子要大得多。人们曾预测,假如灰白色地衣重新覆盖在树干和岩石上,浅色蛾子的比例将再度上升。在20世纪七八十年代,工业污染得到控制,灰白色地衣重现,不出所料,浅色蛾子又多了起来。

椒花蛾工业黑化这样的实例告诉我们,有了以下三个条件就会发生自然选择:① 群体内存在不同基因型个体;② 不同基因型的表型性状影响了个体的存活率和生殖率或其中任何一项;③ 不同基因型个体世代之间的增长率产生了差异。增长率高的基因型个体,相比于增长率低的基因型个体,给下一代群体留下相对多的后代,从而导致群体的基因频率和基因型频率发生变化。总之,只要不同基因型的个体之间,在存活率和生殖率方面出现差异,因而在增长率上出现差异,哪怕这个差异是很轻微的,就会发生选择。自然选择就是不同基因型个体之间有差别的延续,或者说是有差别的存活和生殖(differential survival and reproduction)。

自然选择的前提是生物本身所提供的无穷的变异。无论是出于突变,还是出于重组,变异的产生都是不定的和随机的。然而,由不同的基因型所控制的表型性状对个体存活率和生殖率的影响和作用,其性质是正面的还是负面的,其程度是大还是小,却是非随机的。在上述椒花蛾工业黑化的例子中,在灰色的背景下,白色蛾子的存活率高于黑色蛾子;反之,在黑色的背景下,黑色蛾子的存活率高于白色蛾子,则都是非随机的。自然选择乃是这些随机的(不定的)变异的非随机的保存和淘汰。

不同基因型在存活率和生殖率方面的差别,可能很大也可能很小,常常是程度上的差别,而很少是"要么存活,要么死亡"的"全或无"式的差别。为了表述这种差别的程度,引出了适合度(fitness)这个概念。适合度一般定义为一个生物能存活并把它的基因传给下一代的能力。它可以用相对增长率予以测度。

为了方便,通常将有最高适合度的基因型的相对适合度定为1,其他基因型的相对适合度将是小于1的值,二者之差则为选择系数。例如,基因型A的世代间更迭率R_A为2.0,基因型B的更迭率R_B为1.5。基因型A的相对适合度为1,基因型B的相对适合度则为0.75,选择系数为0.25。选择系数越大,后代群体的遗传结构改变得也越快。

许多教科书在讲解自然选择时都采用了椒花蛾工业黑化的实例。在这个实例中,造成个体间在存活和生殖上出现差异的,仅仅涉及一个决定体色的基因座位上的两个等位基因,以及为每个等位基因所控制的

一个表型性状。用这两个等位基因频率的变化就清楚地阐明了,在环境污染的条件下,作为森林昆虫的椒花蛾,其群体由灰色个体占优势逐步演化成黑色个体占优势。这对一位初学者认识什么是自然选择无疑是有益的。我们要指出的是,在大多数自然选择过程中,基因型、表型及基因库变化之间的关系,往往比这个实例要复杂得多。

25.2.5 一因多效与选择压

大多数基因对表型会产生一些不同的效应。一个特定基因的某些效应,对生物体的生存和生殖是有利的。它所发挥的影响是正面的,将之称为正选择压(pesitive selection pressus)另外的一些效应是不利的,称之为负选择压(negative selection pressur)。一个特定的基因频率在世代之间是增加还是减低取决于它的正选择压之和是大于还是小于负选择压之和。

雄鸭的羽毛有美羽和素羽之分,设定一对等位基因 *Bb* 控制雄鸭的羽毛性状,*B* 决定美羽,*b* 决定素羽。美羽雄鸭羽毛艳丽易为天敌发现,为天敌掠食,而素羽雄鸭不易为天敌发现,有利于躲避天敌的掠食,就这一点而言,基因 *B* 具有负选择压,基因 *b* 具有正选择压。同时,美羽有利于雌鸭的识别,避免与近似鸭种错交,使生殖失败,而素羽不利于雌鸭的识别和近似鸭种错交的机会增大。在这一点上,基因 *B* 具有正选择压,而基因 *b* 具有负选择压。

群体的基因频率沿着什么方向发展和环境条件有很大的关系。在近似鸭种多而天敌少的地区,基因 *B* 的正选择压大于负选择压,基因 *b* 的正选择压小于负选择压,基因 *B* 对基因 *b* 具有选择优势,*B* 的基因频率增加,*b* 的基因频率减少。在近似鸭种少而天敌多的地区,基因 *b* 对基因 *B* 具有选择优势。*b* 的基因频率增加,*B* 的基因频率减少。在食物比较丰富,近似鸭种少,天敌也少的地区,*B* 和 *b* 的正、负选择压均减弱,它们之间没有明显的选择优势,这时群体的变异性增加。当食物比较贫乏,没有近似鸭种,而天敌数量剧增时,选择压加大,只有基因型 *bb* 能生存而被保留下来,这将使群体变异性减少,并向特化的方向发展。在自然界,选择压的增加和减弱往往是交替发生的。

25.2.6 自然选择的靶子是整个生物体

生物体直接暴露于环境并与之发生相互作用的是它的表型——它的体质性状、代谢和行为等,而不是它的基因型。自然选择的靶子是整个生物体,然而,当它较多地选取了具有某些表型性状的个体时,也就选取了某些基因型;同样,当它剔除了那些适合度较小的个体时,也就剔除某些基因型。自然选择通过作用于表型而选取或者剔除了基因型。

每一个生物体都是由许多表型性状整合起来的综合体。它具有若干与环境条件和生存方式相适应的机制。而每一种适应机制也往往是由多种表型性状整合而成。

加拉帕戈斯群岛有两种鬣鳞蜥:海洋鬣鳞蜥(图 25.11)和陆生鬣鳞蜥。一些科学家认为,海洋鬣鳞蜥的祖先可能是来自南美洲大陆的离群的陆生鬣鳞蜥。

图 25.11 海洋鬣鳞蜥 具有部分足蹼和扁尾等性状,以适应到海底觅食(引自 Campbell 等,2004)

海洋鬣鳞蜥能潜入海底,以海藻为食物,而陆生鬣鳞蜥则不能。海洋鬣鳞蜥具有4个特有性状使它能做到这一点。第一,它的足有部分足蹼而陆生的没有。第二,它的尾是扁的而陆生的是圆的。第三,在它的眼睛上方有一个能分泌盐分的腺体。当它吃下大量海藻而同时吃下过多的盐分时,盐分可由此排泄出体外。第四,加拉帕戈斯群岛周围海水的温度对海洋鬣鳞蜥来说太低了,它用控制血液流到皮下的方法来解决这个问题。当它爬上岸,匍匐在黑色的火山岩上晒太阳时,皮下血管舒张,流经皮下的血液迅速地吸收热量,心跳加快,推动着热随着血流分配到全身。当它潜入海底时,体表血管收缩,心率变慢,使深部组织保持一定热量,从而使它不致因海水温度低,体温下降,动作变慢,遭到海洋食肉动物的袭击。观察一下海洋鬣鳞蜥适应海底取食的适应机制不难看到,任何一种基因型的适合度都在一定程度上依赖于其他的基因。如果缺少除去过多盐分的表型性状及控制它的基因,缺少在低温环境中保持体温的基因,蹼足基因是没有用处的。

从来自南美洲大陆的陆生鬣鳞蜥演变成海洋鬣鳞蜥,这些适应海底取食的表型性状的基因,可能在原始群体中已经存在,也可能是在演变过程中经突变而产生的。无论哪一种情况,开始时,它们的基因频率是很低的,往往为不同的个体所携带。如何才能将这些基因稳定地整合到同一个体上呢?那就只有在许多世代中持续发生的选择与重组的交替进行才可能做到这一点。迈尔(E. Mayr)等人指出,选择是含有两个阶段的过程。第一阶段是产生无限的新的变异,即产生新的基因型和表型。在这里,主要是通过遗传重组而不是突变。第二个阶段是检查第一阶段产生的产物。只有能够通过详细检查的个体才能变成下一代基因的贡献者。在自然选择过程中,两个阶段往复交替的进行,不仅使有利性状的基因的频率逐代增大,而且使原先分别为不同个体所具有的有利变异,通过重组整合到一个新的个体上,形成新的遗传组合。每一轮选择和重组的往复都为更好地形成新的遗传组合提供了新的起点和新的机会。有了新的遗传组合,就可能有新的多种有利性状的综合、新的适应机制的出现,进化中新的东西因此脱颖而出。迈尔指出,遗传重组和选择的往复实际上就是一种创造作用。我们把握住这一点,才能认识自然选择在生物进化中的巨大作用。

25.2.7 自然选择有3个主要模式

自然选择对群体遗传结构会发生什么影响,依赖于适合度与表型差异之间的关系。我们可以据此将选择模式大致划分为3种类型(图25.12)。

第一种称之为稳定性选择(stabilizing selection),图25.10最左侧一列中,横坐标表示表型差异,中线附近为中间类型,远离中线为极端类型。如果中间类型适合度高,两个极端类型适合度低,选择将淘汰两个极端类型。结果是平均值不变,中间类型数量有所增加。这种类型的选择常出现在相对稳定的环境中,那里的条件倾向于减少表型的变异性,故称之为稳定性选择。例如,人类出生体重大多数保持在3~4 kg的范围之内。新生儿的体重比这个数量多很多或者少很多时,婴儿死亡率都比较高。

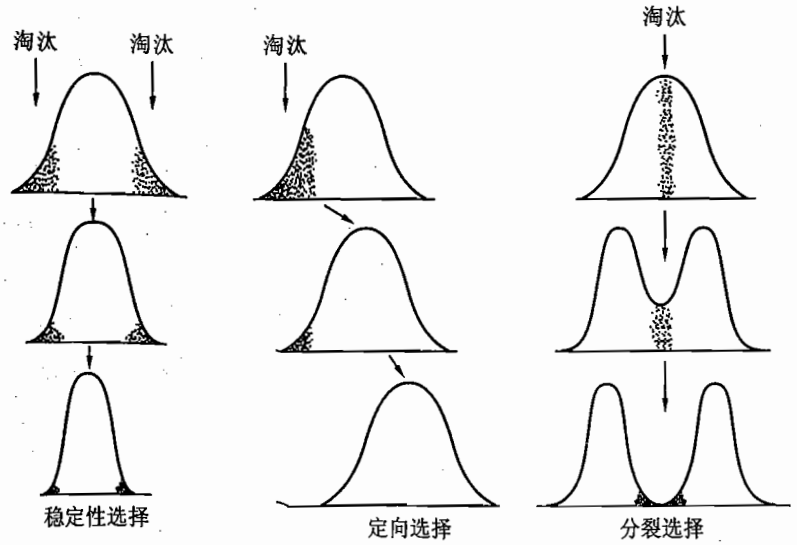


图25.12 自然选择的3种模式

第二种是定向选择(directional selection)。适合度从一种极端类型到中间类型再到另一种极端类型逐渐升高时,适合度低的极端类型被淘汰。选择使表型差异的频率曲线的平均值移向适合度大的一侧。这种类型的选择在环境发生趋向性变化时,或者当物种成员迁徙到新的环境中时是相当普遍的。工业污染杀死了树木和岩石上的地衣,黑色椒花蛾的基因频率增高就是属于定向选择。来自同一原始群体的若干个群体,它们生活在不同的环境,各自向适应所在环境的方向进化,经多个世代的积累彼此之间产生显著的差异,称之为适应辐射。

第三种类型为分裂选择(disruptive selection)。当环境条件使两个极端类型有较高适合度,中间类型适合度较低,而淘汰中间类型时,选择结果使中间类型频率降低,在两个极端类型区域各出现一个频率的峰值。海洋中的一些小岛上,飞翔能力不同的昆虫个体命运各不相同。当大风从岛上刮过时,飞翔能力弱的昆虫由于离地面很近,很快地栖息于树枝或岩石上而不被风吹向海洋。飞翔能力中等和飞翔能力强的个体被风吹向海洋。在风停以后,飞翔能力强的个体可飞回岛屿而被保留下来,飞翔能力中等的个体无力飞回小岛而死于水中。选择的结果,有很强的飞翔能力和飞翔能力很弱甚至是失去飞翔能力的都能保存下来,表型频率曲线出现两个峰。如果选择后的两个极端类型仍然能相互随机交配,表型频率曲线仍然是单峰曲线,但中间类型的数量减少。

25.2.8 近交、远交与杂种优势

要维持一个群体的哈迪-温伯格平衡,个体之间的交配,必须是随机的。然而,群体中的个体总是更多地和邻近的其他个体交配,而不是和距离较远的交配。在一个大的群体中,互为邻居的个体往往有比较密切的亲缘关系。此外,某些物种的个体总是选择在某些表型性状和自己相似的个体作为配偶。这一些都助长了近交(inbreeding),即在两个亲缘关系密切的个体之间的交配。近交的最极端形式是自体受精(self-fertilization),水稻、小麦都是自交繁殖的作物。因此,在生物群体中都不同程度地存在着非随机的近交繁殖。

近交最主要的遗传效应是群体中纯合基因型增多(图 25.13),其中包括隐性纯合子增多,隐性性状因此更多地表达出来。由于隐性性状在当前环境下往往是有害的,容易在自然选择中被剔除。近交本身并没有改变基因频率。但是近交和自然选择协同作用会使隐性等位基因频率下降,这对群体基因库有有利的一面,也有不利的一面。剔除掉有害的隐性基因是有利的,但它同时降低了群体的变异性和多样性。有些隐性基因在当前环境中是不利的或有害的,当环境发生了变化,就可能是有利的。前面曾经提到过的鬣鳞蜥,当它营陆地生活时,扁尾是一个不利性状;而当它转而要适应深海采食时,扁尾就是一个有利性状。由此可见,基因库多样性的降低对于生物去适应变化了的环境是不利的。

近交,特别是对主要以杂交方法繁殖的生物,由于大量不利的隐性性状的表达,其杂交后代往往出现衰退现象:个体生活力低下,抗逆性减低,常常出现畸形,存活率和繁殖率下降。事实上,自然界的生物采取多种方式来减少近交。例如,在蚯蚓这样雌雄同体的动

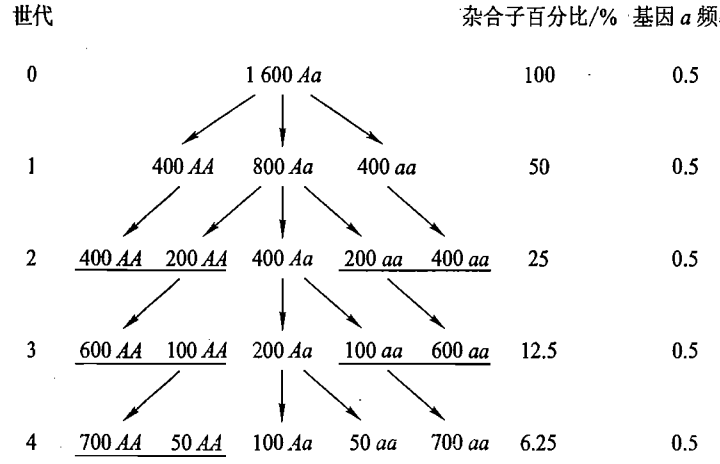


图 25.13 近交的遗传效应 杂合(*Aa*)的基因型经过 4 代连续的自交,杂合子的比例逐渐减少,纯合子增多,而等位基因 *A*、*a* 的频率不变

物,卵巢和睾丸成熟期不同,使它们必须和其他个体交配。一些两性花植物,以自交不亲和来避免自交。大波斯菊的柱头对来自同一朵花的花粉能发出“拒绝”而不是“认可”的识别反应,自花传粉的结实率不到1%。即使像水稻、小麦这样的自交繁殖的植物,也有一定比例的异花授粉。基因型上全然一致的情况是很少见的。

远交(outbreeding),又称杂交(crossbreeding)是指亲缘关系较远的个体的相互交配。远交的遗传效应是增加群体的杂合性。在杂合的基因型中,隐性基因被显性基因所掩盖。杂合性增加有利于保护基因库的多样性。不仅如此,在某些基因座位上,杂合基因型的有利效应甚至超过了显性纯合的基因型。一个有趣的例子是控制血红蛋白形成的基因座位上的两个等位基因,Hb^A 和 Hb^S。纯合子(Hb^SHb^S)会罹患镰形细胞贫血病,这个病是致死的。纯合子(Hb^AHb^A)和杂合子(Hb^AHb^S)不会患贫血病。值得注意的是杂合子(Hb^AHb^S)还对疟疾有抗性。在非洲、南亚、东南亚等疟疾流行地区,杂合子(Hb^AHb^S)既不为镰形细胞贫血病所累,又对疟疾有抗性,有最高的适合度。

由于杂交大量的隐性基因被掩盖,显性基因集中地表达出来。由于某些杂合基因型有超过显性纯合基因型的有利效应,还可能有一些我们尚未认识到的原因,杂种一代在生长势、生活力、繁殖力、抗逆性、产量和品质上表现比其双亲优越,这种现象称为杂种优势(hybrid vigor,heteresis)。利用杂种优势已经成为提高农作物产量和质量的主要途径之一。最著名的例子是自交系双杂交玉米(图25.14)和三系法杂交水稻。

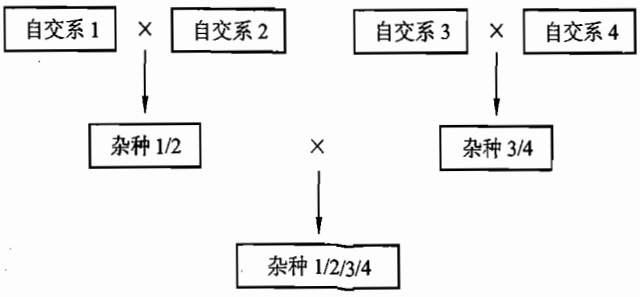


图25.14 玉米双杂交技术 培育4个自交系1,2,3,4(自交系1)×(自交系2)产生单杂交的(杂种1/2),(自交系3)×(自交系4)产生单杂交的(杂种3/4),(杂种1/2)×(杂种3/4)产生杂种优势很强的双杂交的(杂种1/2/3/4)并用于大田生产

水稻是自交结实的作物,用人工去雄和人工授粉的办法繁殖配制杂种种子,根本无法满足生产的需要,即使是小面积的生产也不行。三系法是人为创造的可以大规模繁殖配制杂种种子的方法(图25.15)。三系指的是雄性不育系,雄性不育保持系和恢复系。研制三系法杂交水稻大体需要经过以下几步。第一步,在栽培的或者野生的水稻群体中,寻找发现个别的雄性不育株。第二步,为雄性不育株,找到合适的雄性不育保持系。就是说,要找到这样一种水稻,将它的花粉授给雄性不育株,交配产生的子代仍然是雄性不育的。由于有了保持系,雄性不育株的雄性不育基因得以传递下去,并用测交和连续回交的方法培育出有优良农艺性状的雄性不育系。第三步,为不育系寻找合适的恢复系。不育系×恢复系产生的子代(F)必须是育性正常的植株。第四步,从众多优秀的不育系和恢复系中选择配制出强优势组合,这些组合即可应用于农业生产。

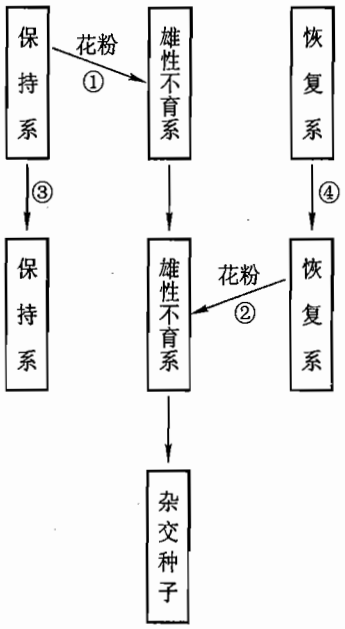


图25.15 水稻三系法制种 ①将保持系花粉传给雄性不育系产生新一代雄性不育系。②将恢复系花粉传给雄性不育系产生具有杂种优势的杂交种子,用于大田生产。③保持系用自交繁殖方法产生新一代保持系。④恢复系自交繁殖产生新一代恢复系

我国科学家袁隆平(图25.16)于1964年开始从事水稻雄性不育的研究。起初,他和他的助手在栽培稻中寻找雄性不育株,进行有关试验,历时6年,做了3000多个杂交组合,得到的结果却不能令人满意。他们意识到,要获得理想的核质互作的雄性不育株,必须另辟蹊径。1970年冬袁隆平的助手在海南岛崖县南红农场沟边的野生稻(*Oryza rufipogon*)群体中发现一

图 25.16 袁隆平在田间(引自聂冷等,2000)

株花粉败育株(简称"野败")。这使袁隆平他们看到了希望。他们小心翼翼地将它移栽到试验田中,授以栽培稻的花粉,当年结出 3 粒种子。以此为起点,他们用广场矮 3784 等品种进行测交,以发现对野生稻花粉败育株的雄性不育有保持能力的品种。进而用这些品种作为保持系,和花粉败育株交配育成不育系。经全国协作研究组协作攻关,于 1973 年先后培育出珍汕 97A 等一批优良的野败型(wild abortive type)不育系。同年又从来自东南亚和国际水稻研究所的育成品种中筛选出具有较强恢复能力的品种,培育出一批优良的恢复系,实现了野败型杂交稻的"三系"配套,并配制出一批强优势组合,宣告我国籼型三系法杂交水稻育成。1976 年起在较大面积上推广三系法杂交水稻,取得增产 20% 以上的效果。这是我国以袁隆平为代表的农学家开创的世界上第一个在自交繁殖作物上利用杂交优势的成功先例,为水稻杂交优势利用开辟了广阔的前途,在世界粮食安全方面为人类作出了巨大的贡献。

思考题

1. 选择题:达尔文是最伟大的博物学家,
   a. 他第一个揭示生物能够变化,或者说进化。
   b. 他将自己的理论建立在获得性遗传理论的基础上。
   c. 他提出群体遗传学的基本原理。
   d. 他创立了作为生物进化机制的自然选择理论。
   e. 他最早相信地球的年龄达几十亿年。
2. 什么是群体思想?为什么说它是自然选择学说的前提?
3. 综合进化论关于适合度的定义对"生存斗争,适者生存"的提法做了哪些修正?
4. 遗传学家研究一种生活在雨量不稳定地区的草本植物群体。他发现在干旱年份,具有卷曲叶子基因的植株得到很好的繁殖,而在潮湿的年份,具有平展叶子基因的植株得到很好的繁殖。这说明群体基因结构有什么特点?它有什么意义?
5. 镰状细胞贫血病是由隐性等位基因引起的,大约每 500 名非洲裔美国人中有一人(0.2%)患镰状细胞贫血病。在非洲裔美国人中携带镰状细胞贫血病等位基因的人占百分之几?(提示:$0.002=q^2$)
6. 为什么必须将自然选择过程理解为重组与选择交替进行的过程,才能认识自然选择在创造新类型、新物种中的意义?

26 物种形成

26.1 物种概念
26.2 物种形成的方式

人工合成新物种——八倍体小黑麦(中),左边为亲本小麦,右边为亲本黑麦(此照片为中国农业科学院孙元枢研究员赠送,谨致谢意)

正如大家所熟知的,物种是分类学上的基本单位,物种以上的分类阶元:属、科、目、纲、门、界都是由物种组成的。物种形成(speciation)是进化生物学的一个重要研究课题。它一方面和微进化有关。微进化是物种形成的基础和先兆,物种形成则是微进化的延伸和发展。另一方面,它又同宏进化有关。宏进化的研究涉及在大的时空尺度中物种的更替,而物种的更替就包括物种的形成和物种的灭绝。物种是宏进化的基本单位。物种形成问题正处于微进化和宏进化的连接点上。

26.1 物种概念

26.1.1 什么是物种

人们可以从不同角度来界定物种。进化生物学家根据有性生殖生物的遗传学特征,给出了这样一个定义:物种是互交繁殖的自然群体,一个物种和其他物种在生殖上互相隔离。实际上,早在17世纪约翰·雷(J. Ray,1627—1705)和林奈(C. Linnaeus,1707—1778)已经在分类学中应用种间生殖隔离的概念了。现代进化生物学家所做的是将物种概念放到群体遗传学的理论框架中,揭示了种间生殖隔离的意义和作用。首先,由于存在种间生殖隔离,个体之间的互交繁殖被限制在物种的范围之内。有性生殖带来的个体间基因交流,使这些个体共有一个基因库。其次,由于存在种间生殖隔离,物种作为自然群体排除了来自其他物种的干扰,有利于保持自身基因组成的特性。第三,把物种定义为这样的自然群体,它就不仅仅是一种具有相似表型特征的最基本的生物类群,而且

是自然界真实存在的单位。物种形成的一个重要课题就是探讨在原有的物种内如何产生新的生殖隔离,分离出新的物种。

生殖隔离成为有性生殖生物的物种之间的一条明确的界限。可惜它不能应用于所有情况。例如,保存在地层中已经绝灭的生命形态的分类,只能依靠化石的外表和化学分析来确定物种。两个在地理上隔离的群体,因为看起来是高度相似的而放到一个物种之中,但是要确定它们在自然界是否真的有互交繁殖的潜力,并非易事。互交繁殖的标准不能应用到完全是无性生殖的生物中,如细菌和一些单细胞的原生生物。对于这些无性生殖的生物,我们只能将一群具有共同形态和生化性质的家系放在一个物种中。

26.1.2 生殖障碍造成物种分离

造成物种之间生殖隔离的原因是多种多样的。在生殖过程中,从亲代交配到合子发育,任何一个环节发生障碍都足以造成生殖隔离。通常将这些障碍分为合子前障碍和合子后障碍两种。

发生在合子前的障碍,其作用在于阻止物种之间的交配和受精。有多种因素导致合子前障碍。第一,不同物种在生殖时间(季节或一天的时间)上的差异阻止了彼此间的交配。例如,在同一地区,蛙属(*Rana*)的某些物种,由于繁殖期的不同而不能相互交配。第二,不同物种因为生活在不同的生境中,不能相互交配。例如棕熊和北极熊在动物园是可以相互交配的,而在阿拉斯加地区,棕熊生活在树林里,北极熊生活在雪原和巨大的浮冰上,不同的生境把它们隔离开来,使它们不能相互交配。第三,一些物种彼此之间在表型上(体质的和行为的)的某些差异也不能相互交配。例如不同种的雄萤火虫给雌虫发出各自特有的闪光作为信号,雌虫仅仅对同种雄虫发出的闪光作出反应,并与之接触。玉米的花柱很长,拟假蜀黍属(*Tripsacum*)的花粉在玉米柱头上能萌发,但花粉管不能到达子房,二者不能杂交。将玉米的花柱切去一段,然后授以拟假蜀黍的花粉就能成功地克服这个障碍使杂交成功。图 26.1 表示舞虻的雄虫有一套特有的求偶仪式,使它只能和同种雌虫交配。这属于行为的差异造成的障碍。第四,来自两个不同物种的配子能相遇但不能融合成合子。例如,雄性和雌性海胆将精子和卵释放到海水中,但只能在其表面具有本物种特有分子的精子和卵才能彼此接触、融合而受精。

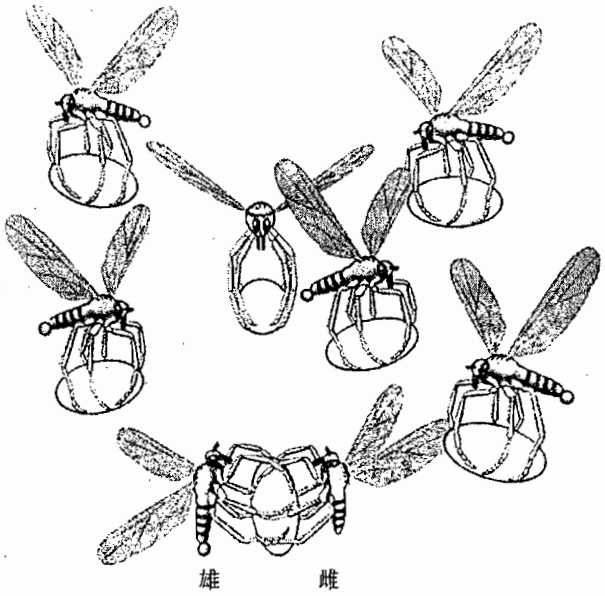


图 26.1 舞虻的求偶仪式(引自 Campbell,2000)

两个不同物种的配子融合成为杂种合子。合子后的生殖障碍都是和杂种合子的命运有关。第一种合子后的生殖障碍是杂种不活性(hybrid inviability),即杂种合子不能发育或者不能发育到性成熟而死亡。牛蛙(*Rana catesbeiana*)的卵和豹蛙(*R. pipiens*)的精子能融合成合子,还能发育一段时间,但不久就死亡。第二种障碍是杂种不育性(hybrid sterility)。杂种合子能发育,个体能达到性成熟,并且是强壮的,但却是不育的。例如,雌马和雄驴产生粗壮的后代马骡,雌驴和雄马产生后代驴骡。而马骡和驴骡是不育的,均不能和马或驴杂交,所以马和驴的基因库仍然是隔离的。第三种障碍是杂种破落(hybrid breakdown)。第一代杂种是能存活的而且是能育的,但当这些杂种彼此间交配或同任一亲本交配,其子代却是衰弱的或者是不育的。例如,属于不同物种的棉花能杂交并产生一代能育的后代,但在再下一代就出现破落,在种子阶段,杂种就死亡,或者生长出衰弱而残缺的植株。

26.1.3 在同一空间物种之间是不连续的,而在时间上它们之间是连续的

生殖隔离使物种间有了明显的界限。两个同时存在于同一地域的物种不管它们之间如何的相似,它们在遗传上是不相混的。物种与物种之间是不连续的。

在同一空间,物种之间的不连续性有着重大的生

物学意义。真核生物的有性生殖带来的进化上的巨大利益是通过基因重组而增大变异量,同时也使个体基因型在有性生殖情况下不能稳定地传递到后代。而物种间的不连续性却能使群体的遗传结构保持相对稳定。个体基因型的不稳定性和群体遗传结构的相对稳定,二者相辅相成,一方面使进化不致停滞,一方面又使已获得的适应不致因种间杂交而丢失。

每一个物种都生活在一定的环境之中,从环境中获取它们得以生存和繁衍后代所需要的生物和非生物的资源,和其他各种各样的生物发生一定的关系。一个物种在生态系统中所处的位置、作用和功能称为该物种的生态位(niche)。不同物种在各自的生态位上行使不同的功能,并由于它们的协同作用维持着生态系统中能量、物质和信息的有序流动,维持着生态系统的稳定性。因此,没有物种的相对稳定性也就没有生态系统的稳定性。

然而,在自然界中,物种之间的界限并非总是十分明确的。一个物种可能包含若干亚种或族。亚种是种内的分异群。亚种之间有明显的遗传差异,但无生殖隔离。在自然界中,常常可以看到,同一物种的不同亚种在地理上呈连续的带状分布,形成分布链。相邻的两个亚种彼此能互交繁殖,产生中间类型,而处于链的两端的亚种却不能互交繁殖,二者之间已产生了生殖隔离。大山雀(*Parus major*)是广泛分布于我国和欧亚大陆的鸟类。它有 3 个主要亚种。一个是小山雀亚种,分布在我国北方、朝鲜半岛、俄国的萨哈林岛(库页岛)和日本。第二个是南山雀,分布在我国华南、印度、伊朗、土耳其和亚洲南部其他地方。小山雀和南山雀在我国华南相遇,彼此能杂交,产生中间类型。还有一种就是大山雀,分布在欧洲和西伯利亚一带。大山雀和南山雀在伊朗也能互交繁殖,产生中间类型。但是大山雀和小山雀在我国东北的黑龙江流域相遇,彼此却不能交配繁殖,也没有中间类型。

大山雀和小山雀之间已经有了生殖隔离,而由于南山雀的存在,这种隔离是不完全的。基因可间接地通过南山雀而彼此流动,虽然这种流动可能是非常微弱的。据此我们将大山雀和小山雀视为两个亚种。它们已经走到物种分化的边缘,但是尚未完成这种分化,它们是形成中的种,或者是不完全的种。这种形成中的种的存在说明一个物种通过长期遗传变异的积累,达到生殖隔离,向另一个物种演变。

在本书第 25 章,介绍了达尔文的共同由来学说。在生物巨大的多样性后面存在着高度的统一性。达尔文用比较解剖学、胚胎学、生物地理学、古生物学等方面的材料证明,每一个分类群的物种都有共同来源。在历史上,亲缘关系的纽带将各个物种连接起来,因此,在物种之间存在着历史的或时间上的连续性。

物种之间在空间上是不连续的,在时间上是连续的(图 26.2)。建立起这个观点对认识生物物种是重要的。

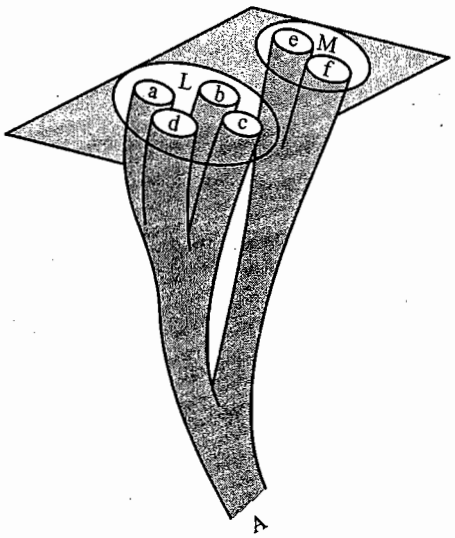


图 26.2 物种之间关系图解 物种 a、b、c、d 同属于 L 属,物种 e、f 同属于 M 属,它们都来自共同祖先 A

26.2 物种形成的方式

26.2.1 地理隔离条件下的物种形成

北大西洋中的帕托桑托岛(Porto Santo)上兔子的进化就是一个例子。该岛位于马德拉岛(Medeira)附近。15 世纪时,有人将一窝欧洲家兔释放到岛上。这时岛上没有其他兔子。迁徙来的兔子迅速繁殖,处于和其他兔子群体隔离的状态。到了 19 世纪,人们惊奇地发现,帕托桑托岛上的兔子已经和欧洲兔子有了很大不同,它们只有欧洲近亲的一半大小,更喜欢夜间活动。当它和欧洲兔子交配后,已经不能产生后代。因此,经过 400 年,迁徙到帕托桑托的兔子群体,不仅发生显著的变异,而且成为新的物种。

按照微进化的规律,一个群体的少量个体向外迁徙产生另一个群体,由于基因漂变,新群体的遗传结构已经同初始群体有所不同。在新的环境中,那里的

候、土壤、食物资源、捕食者和竞争者等方面和原住地不尽相同，由于自然选择的作用，迁徙群体的遗传结构朝着适应当地环境条件的方向变化。它和初始群体之间出现愈来愈大的遗传差异。这些遗传差异在表型上的表现，即为两个群体之间的性状分歧。然而，要使群体之间的遗传差异发展成为物种之间的遗传差异，需要一定程度的遗传差异的积累，而隔离则是有效积累的一个重要条件。

物种形成需要隔离

在新的环境条件下，迁徙群体的遗传结构、表型性状、生态位等方面开始出现新的适应性。此时，如果在迁徙群体和初始群体之间存在基因交流（个体的迁入和迁出），形成中的遗传差异就会因基因流而被减弱甚至完全消失。只有当环境的阻隔因素降低或阻止了群体间的基因交流时，两个群体间的遗传差异才得以积累。地理以及其他物理环境因素都能成为环境阻隔因素。对于陆生生物来说，海洋、湖泊、河流构成阻隔；对于海洋和水生生物来说，陆地是阻隔因素。在陆地上，高山、沙漠、不均匀分布的温度和盐度等有时也可以构成阻隔。

在地理的及其他因素的阻隔下，变异群体适应当地环境条件的遗传变异，它和初始群体之间的性状分歧，可能直接造成两个群体的生殖隔离。比如说，群体遗传结构的变异使繁殖季节提前或推迟，就会使两个群体产生生殖隔离。两个群体的分布区即使再重叠，也不会融为一体了（图 26.3）。

生殖隔离与自然选择

然而，在地理隔离条件下，两个群体遗传差异的积累，并不一定导致生殖隔离的形成，它们相遇后仍然有可能相互交配，产生出后代。这时如果两个群体所处的生态位已经有显著差异，而它们对各自的条件又都是高度适应的，那么，其杂交后代的适应性发生的变化将会推动在它们之间产生生殖隔离。

由于这两个群体已经分别适应不同的生态位，其杂交后代对于无论哪一种生态位可能保留了一些适应性状，也失去一些适应性状，还有些适应性状彼此干扰、稀释和抵消。不难设想，杂交后代往往是对无论哪一种生态位都是不很适应的。这种交配无异于把配子浪费在质次的后代上。在这种条件下，如果两个群体的某些基因型个体在彼此交配上存在一定障碍，将避免了配子的浪费。自然选择将淘汰那些彼此之间没有生殖障碍的个体，而保留那些彼此之间存在一定的生殖障碍的个体，从而使生殖障碍因素得以积累，最终形成完全的生殖隔离机制。两种果蝇 *D. arigonencic* 和 *D. mojarencic* 是亲缘关系密切的姐妹种。来自同一地区的两种果蝇个体，相聚一处，很少发生种间杂交。在总共 377 次交配中只有 14 次是 *arigonencic-mojarencic* 杂交。而在来自不同地区的个体，相聚一处，在总共 475 次交配中，有 119 次为种间杂交。实验证明，这两个物种生活在同一地区的个体之间有更完全的生殖隔离。

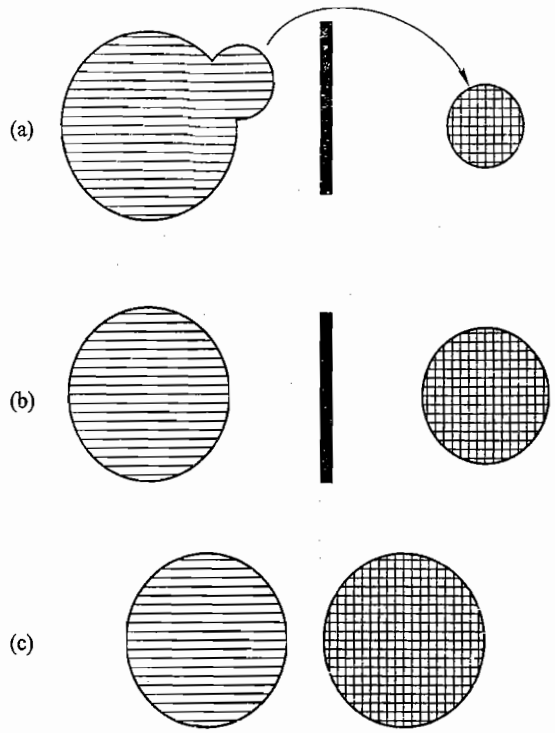


图 26.3 异域物种形成 （a）一部分个体越过地理屏障迁移到新的环境，成为一个分离的群体，由于基因漂变，新的群体的遗传结构已经发生了变化。（b）由于自然选择等因素的作用，分离群体的基因库发生进一步变化。（c）当分离群体再度和亲本群体相遇，它们之间已经不能互交繁殖，一个新的物种就形成了

上述的物种形成过程，新的物种同老物种之间的性状分歧和生殖隔离是在它们被隔离在不同的环境条件下形成的，称为异域物种形成（allopatric speciation）。在这里自然选择起了主要作用。自然选择使原先轻微的变异汇集、积累而演变成显著的差异，因而是一种渐进的物种形成过程（gradual speciation）。这正是达尔文在创立进化说时提出的那种物种形成模式。这种模式现在已经获得多方面证据的支持。然而，它并不是唯一的物种形成方式。除此之外，还有其他的物种形成模式。

26.2.2 彼此独立发生的相似的物种形成

在东非三大湖，维多利亚湖、马拉维湖、坦噶尼喀

湖里生活的丽鱼(*Cichlid*),来自西非的 11 个祖种(ancestral species),即 11 个谱系。它们在东非经过暴发式的适应辐射形成许多物种。今天,维多利亚湖里有 500 多种丽鱼,马拉维湖中有 300 到 500 多种丽鱼,在坦噶尼喀湖有 200 多种丽鱼。各种各样的丽鱼都有着独特的摄食习性。有的丽鱼刮食岩石上的水藻,有的丽鱼吸食昆虫、其他鱼的卵或者幼体,有的刮食其他鱼的鱼鳞,有的咬碎软体动物作为食物,等等。它们同属丽鱼科(Cichilidae)。

丽鱼科的鱼具有非同寻常的多样性与它的颌的结构有关。丽鱼有两组颌。一组在嘴里,其功能是吸吮、刮下或咬住食物。另一组在喉部,其作用是在咽下食物之前,把它压碎、撕碎、切开式咬穿。在淡水鱼中唯有丽鱼有这样一组变型的颌。这两组颌均有极强的适应性。每一种丽鱼都有一个与其摄食习性相适应的高度特化的颌。它们凭借着这种特殊的适应占据着非常特殊的生态位,从而使数百种丽鱼可以在大的湖泊中和平共处。一群 *Eretmodus* 属的丽鱼在湖底岩石表面刮食水藻,而它的邻居 *Tangenicodue* 属鱼,用它的尖吻从岩石缝隙中吸食昆虫的幼虫,彼此相安无事。分别在三大湖中占据了相同生态位的丽鱼往往有高度相似的结构。一些生物学家曾经认为,各种丽鱼的颌是如此的特化,想必是一次进化的产物。在不同湖泊中有着相同特化的颌的鱼,应当具有密切的亲缘关系。

古气候学的资料证明,在大约 12 500 年前,维多利亚湖几乎完全干涸了。能从这样一场劫难中死里逃生,仅是原有丽鱼的极少一部分。那么,在维多利亚湖重新变得碧波荡漾以后,数以百计的丽鱼物种是从哪里来的呢?

迈耶(A. Meyer)等人对 3 个湖中丽鱼线粒体 DNA 进行了比较研究。结果表明,维多利亚湖中的丽鱼,它们彼此之间的亲缘关系非常密切,远比和其他两个湖中的形态结构相似的丽鱼的关系要密切得多。马拉维湖和坦噶尼喀湖中丽鱼的关系也是如此。马拉维湖所有丽鱼相互之间亲缘关系都比它们同坦噶尼喀湖的任何丽鱼的亲缘关系要密切(图 26.4)。三大湖中最古老的湖是坦噶尼喀湖。在坦噶尼喀湖中有最初 11 个谱系的后裔,而在维多利亚湖和马拉维湖中的丽鱼几乎完全由其中的一个谱系衍生而来

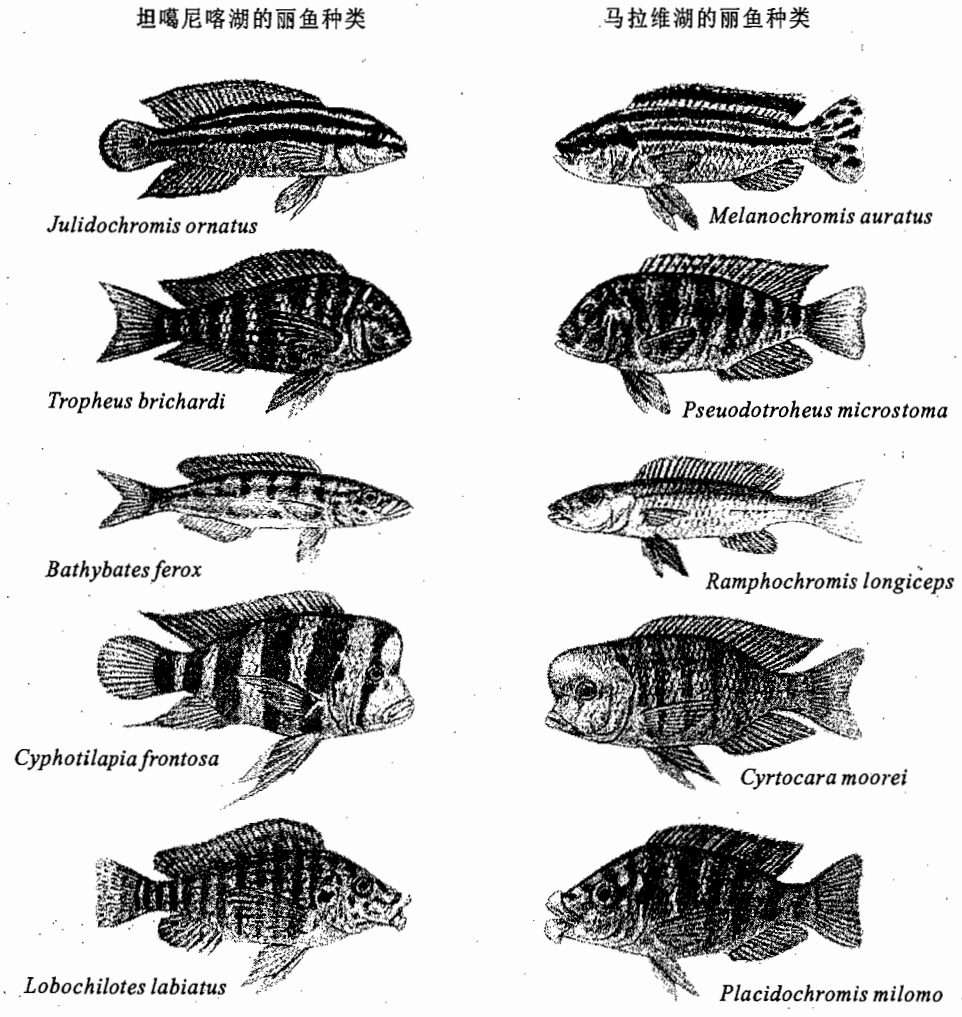


图 26.4 在坦噶尼喀湖和马拉维湖中具有相似形态结构的丽鱼

马拉维湖的所有丽鱼相互之间的亲缘关系都比它们同坦噶尼喀湖的任何丽鱼的亲缘关系要密切。由于生活在相似的生境中,坦噶尼喀湖和马拉维湖的丽鱼科已演进得极其相似了,上述丽鱼证明了形态结构的相似有可能与亲缘关系的密切程度或进化谱系(系统发生关系)几乎没有联系

上述情况说明，维多利亚湖在经历了一段干涸期后，再现于浩森湖水中的500种丽鱼，并非来自别处，而是由本地劫后余生的少数丽鱼进化而来。这个事实一方面说明，丽鱼科鱼物种形成的速度确实快得惊人。同时它还说明，在东非三大湖中，几乎完全相同的适应性进化，相互独立地发生过多次。比如说，维多利亚湖中有刮食水藻偏好的丽鱼是在独立于坦噶尼喀湖的食藻鱼类，由具有一般进化能力的祖先演变而来。生物的变异，包括突变和重组，是随机的，无方向的，而选择则是非随机的，有方向的。对于相同的生态学问题，进化反复找到了相同的解决方法。

维多利亚湖是一个巨大的水体，这里并没有物理上的障碍可以防止不同族群的丽鱼杂交。在没有地理隔离条件下，这么多的丽鱼物种是如何在同一地域形成的呢？性选择可能是关键因素。各种不同颜色的雄丽鱼专挑有特定颜色的雌鱼作交配对象，从而形成了一个个在生殖上相对隔离的族群。广阔的维多利亚湖为丽鱼提供了多种多样的食物。不同族群适应不同食物，导致新物种的形成。

在物种形成问题上，东非三大湖丽鱼的进化给了我们两点重要的启示：第一，“并行的物种形成”，即同一物种的后裔在不同地方彼此独立地形成有相似适应性状的物种，有力地彰显生态因素的选择力量。第二，三大湖丽鱼的物种形成，说明新物种也可以在没有地理隔离的条件下形成。我们可以将地理隔离条件下的物种形成称为异域的物种形成，那么，可以将三大湖丽鱼物种形成方式归入同域的物种形成（sympatric speciation）。

26.2.3 多倍体植物一经产生就是一种新的物种

在渐进的物种形成中，进化的原材料最终来自结构基因的点突变。人们将这种物种形成视为突变、重组、选择和隔离等诸因素共同作用的结果。然而，遗传的变化除了结构基因的突变和重组以外，还有发育调节基因的突变、染色体畸变、染色体数目非整倍性和整倍性的变化等，后面这几种变异对生物类型的影响往往比结构基因的点突变和重组要复杂和深远得多。由于它们的作用，物种形成过程可能比较迅速地甚至是跳跃式完成。一种二倍体的植物一经变成多倍体植物，“瞬时”就成为另外一种新的物种。

植物体细胞具有两套染色体称为二倍体细胞，具有两套以上染色体的就是多倍体细胞（polyploid cell）。在自然条件下，二倍体植物在配子形成时，假如减数分裂失败，代之以一次有丝分裂，染色体数目没有减半，形成的配子是二倍体的而不是单倍体。又假如紧跟着进行一次自花授粉，两个二倍体配子融合，形成四倍体合子（图26.5）。这种合子能发育成为成熟植株，并借助自花授粉来繁殖。

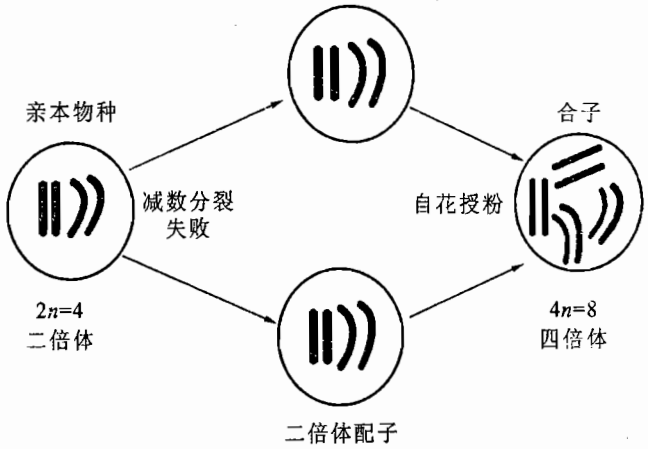


图26.5 多倍体形成模式

这种新的四倍体植物一经形成，就和它的二倍体亲本之间存在生殖隔离。将四倍体植物和原先的二倍体植物交配。来自四倍体植物的二倍体配子和来自二倍体植物的单倍体配子相互融合，产生的是三倍体的合子。由于奇数染色体不能在减数分裂时正常地进行同源染色体的配对分离，不能产生正常的配子，三倍体植株是不育的。四倍体植物一旦形成，“瞬时”完成了物种形成过程。由于它们是在亲本物种所在的同一地区产生的，也是同域物种形成。

通过形成多倍体而产生新物种，在植物界相当普遍，大约25%～35%的野生被子植物物种和50%的栽培植物物种就是这样形成的。小麦、燕麦、马铃薯、香蕉、花生、大麦、李、苹果、甘蔗、咖啡和陆地棉等作物都是多倍体。

普通小麦（*Triticum aestivum*）是重要的粮食作物，它具有42条染色体。根据对普通小麦和它的近缘植物的比较研究，将小麦的42条染色体分为A、B、D三个染色体组，小麦的染色体组成是AABBDD。多数研究者认为，A染色体组来自野生的乌拉尔图小麦（*T. wrartu*），B染色体来自野生的拟斯卑尔脱山羊草（*Aegilops speltoides*）。D染色体组来自野生的粗山羊草（*A. tauschii*）。人们推测普通小麦的进化过程经历了

两次物种间的杂交和随后减数分裂的失败。第一次是野生的乌拉尔图小麦(AA)和野生的拟斯卑尔脱山羊草(BB)杂交,形成不育的杂种(AB)。但一个偶然的机会,杂种植物在配子形成中,由于减数分裂失败,形成不减数的配子(AB),经自交产生异源的四倍体合子。这种合子能发育成有繁殖能力的植株,这就是野生的二粒小麦(*T. dicoccoides*),它的染色体组成是AABB。人们选择野生二粒小麦为作物,经人工选育,野生的二粒小麦演变为栽培的二粒小麦(*T. dicoccum*)。第二次是栽培的二粒小麦(AABB)和野生的粗山羊草(DD)杂交,产生染色体组成是ABD的不育的杂种,同样由于不成功的减数分裂产生的三倍体配子(ABD),经自交产生出染色体组成是AABBDD的六倍体小麦,即为普通小麦(图26.6)。

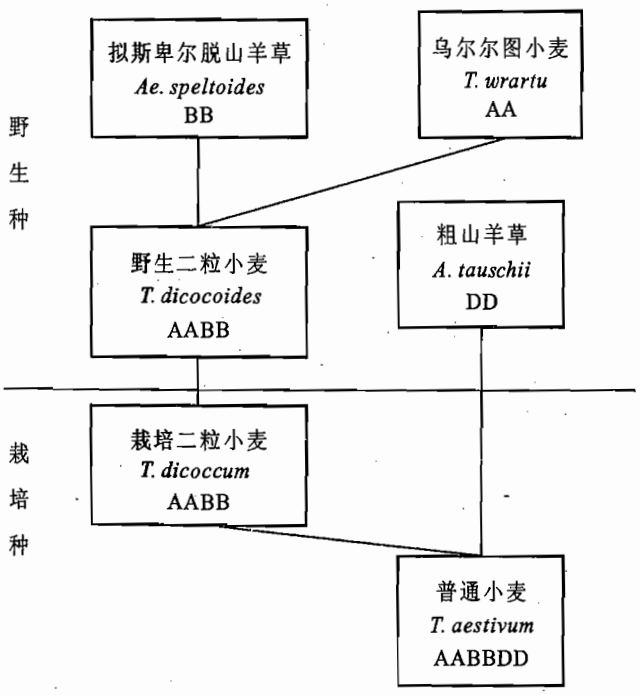


图26.6 小麦起源模式图

人们从小麦进化过程中得到启发:既然小麦在自然演变中形成异源多倍体新物种,那么,人们能否按照异源多倍体形成的规律,动手创造新物种、新作物呢?人们首先想到的是小黑麦。小麦和黑麦分属小麦族不同的属。二者之间存在一些能彼此互补的性状,例如,小麦产量高而抗逆性弱,而黑麦产量较低但抗逆性强等。人们希望培育出结合二者优良特性的小黑麦。其合成过程和小麦进化过程中多倍体形成过程相似。首先,将小麦(AABBDD)和黑麦(RR)杂交,F_1代的核型是ABDR,它是不育的。秋水仙素是一种能使植物细胞染色体数目加倍的药剂。用秋水仙素处理F_1代植株,可形成异源八倍体小黑麦(AABBDDRR)。八倍体小黑麦一经育成,就是一种新的物种。鲍文奎和他的合作者从1951年起即从事小黑麦的研究,在克服了杂种不亲和、杂种不活、后代结实率低及饱满度差等一系列难关以后,于1978年率先把八倍体小黑麦应用于农业生产,由此诞生了一种新的作物。

26.2.4 物种形成可能是渐进的也可能是跳跃的

物种形成是渐进的还是跳跃的?这个问题曾长期困扰着进化生物学家。在20世纪七八十年代,围绕这个问题曾发生激烈的辩论。现在,辩论已经沉寂下来,一些问题也开始得到澄清。

人们在考察微进化时,使用的时间尺度是以代为单位的,可称之为生物学时间尺度。前面关于异域的和同域的物种形成的讨论已经说明,在生物学时间尺度上,物种形成可能是渐进的也可能是跳跃的,这一点其实是不存在争论的。

有关物种形成到底是渐进的还是跳跃的争论,是由于化石记录所引起的。

达尔文以来,包括达尔文在内,许多进化生物学家就诧异于在地层中能说明渐进进化的成系列的化石并不多见。相反,多数化石物种的出现是突然的,没有过渡形态。它们一经出现就很少发生变化,直到它们在岩层中消失。长期以来,科学家将此现象解释为可能是过渡形态的化石尚未发现,可能是含有这种化石的岩石被侵蚀掉了,也可能没有形成化石。

到了20世纪70年代,这时距达尔文《物种起源》的发表已经100多年了,古生物学有了很大的发展,但是,大多数化石物种在地层中仍然是突然出现的。古生物学家埃尔德雷奇(N. Eldredge)和古德尔(S. J. Gould)认为,按照化石记录,新的物种是跳跃式出现的。新种一旦形成,在它存在的上百万年时间里,并没有出现显著的变化,处于表型平衡状态,直到另一次物种形成的突然出现。这就是点断平衡(punctuated equilibrium)模式(图26.7)。

点断平衡模式揭示了一个重要的生物学现象:物种的进化性变化是非匀速的,它并不像过去所设想的那样,始终是一个渐变的平滑的进化过程。用这个模式可以比较好地解释我们在化石记录中观察到的现象,因此已经广泛地被人们所接受。但是这

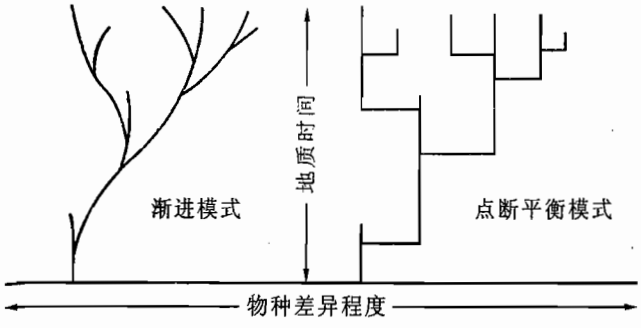


图 26.7　两种进化模式的图解

并不意味着在生物进化的历史上没有渐变的物种形成，只有跳跃的物种形成。在化石记录上，物种形成是在相对短暂的时期内发生的。这里的“短暂”是地质时间尺度上的“短暂”，而不是生物学尺度上的“短暂”。这个地层时间尺度上的“短暂”可能有数百代至上千代之久。

事实上，只要有一定强度且稳定的选择压力，经过几百代或上千代就可以完成符合渐进模式的物种形成过程。大约在 5 万年前，美国加利福尼亚州和内华达州的死亡山谷（Death Valley）地区，气候潮湿，有一个由湖泊和河流连接而成的水系。在 1 万年前开始干旱，4000 年前成为沙漠。今天，昔日的湖泊和河流留下来的仅仅是分散在沙漠中彼此隔离的泉眼。这些泉眼大多数在岩裂之间深深的裂缝下面，水温和盐浓度彼此很不相同。在其中的一些泉眼中生活着特有的小型鱼。在世界上没有在任何其他地方发现过这些鱼。很明显，这些沙漠泉水中的鱼是从昔日生活在此地庞大水系中的某个物种进化而来。当环境变得干燥时，它们的分布区被打碎，分割成若干个小的种群，仅仅在几千年里，由于自然选择、漂变和突变，这些隔离的种群发生变异，发展成今日生活在泉眼中的小型鱼。

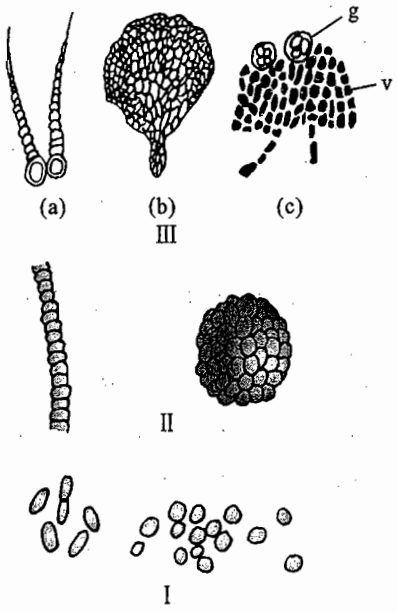
我们能将几千年里发生的物种形成过程称为“突然”的事件吗？如果用多少世代来衡量，即用生物学时间来衡量，这是缓慢的过程；如果用地质年代学时间来衡量，情况就不同了。一个成功的物种平均存在几百万年。让我们设想一下，一个物种存在 500 万年，而物种形成的表型分歧是在第一个 5 万年里完成的。物种形成仅仅占物种全部历史的 1%。相对于长达数百万年的物种历史，新物种看来是突然出现的。多数物种总的历史符合点断平衡所作的描写。而在这模式中也可能包含了一个渐进变化的阶段。因此，渐进模式和点断平衡模式对于解释化石记录都是有用的。

思考题

1. 什么是物种？什么因素使有性生殖生物物种既使其自身进化不致停滞，又不使已获得的适应因种间杂交而失去？
2. 为什么一个小的隔离的群体比一个大的群体更有利于物种形成？
3. 一个物种有两个亚种。生活在不同地区的两个亚种群体相遇后，不同亚种个体容易交配生殖，而生活在同一地区的不同亚种个体之间比较难于交配生殖。这个差别是什么原因产生的？
4. 小黑麦是人工培育的多倍体植物。小黑麦总共有 28 对染色体（$2n=56$），其中 7 对为黑麦染色体，21 对为小麦染色体。试列出小黑麦培育过程。
5. 为什么说物种形成的渐进模式和点断平衡模式对于解释化石记录都是有用的？

27 宏进化与系统发生

27.1 研究宏进化依据的科学材料
27.2 生物的宏进化
27.3 生物的系统发生



元古宙原核生物蓝细菌的多细胞化趋势　由单个细胞(Ⅰ)到非极性集群(Ⅱ),发展到有两极(上部和下部)分化的极性集群(Ⅲa,b),以及有生殖细胞(g)和营养细胞(v)分化的极性集群(Ⅲc)。(张昀根据河北庞家堡长城群蓝细菌化石的研究资料绘制)

现代进化生物学将物种内的进化称为微进化,而将物种以上分类群的进化称为宏进化。为什么要做这样的划分呢?

首先这两种进化是在不同的时间尺度里发生的。微进化是在以代为单位的生物学时间尺度里发生的进化事件。人们可以对它进行直接观测。而宏进化,少则几千年(如在自然界中发生的物种形成过程),多则几百万年。多数的宏进化事件是在地质时间尺度里发生的进化事件,人们不能对它进行直接观测。

其次,研究这两种进化的方法也有所区别。对于微进化,人们可以用实验的方法探索其进化的机制和规律;对于宏进化的研究,人们是主要依靠化石纪录、经典的形态解剖学方面的比较和 DNA 等生物大分子的比较来进行的。

微进化是宏进化的基础,但是我们又不能把宏进化简单地归结为微进化。在地质时间尺度上,常常能观察到那些在短时间和小范围里不会显现出来的事件。例如,板块移动对生物进化的影响,生物和地球环境的协同演化,集群性灭绝,非匀速的进化等。

27.1 研究宏进化依据的科学材料

27.1.1 化石的形成和年代测定

化石(fossil)是先前生活的生物被保存在地层中的遗留物或者它的印迹。生物被漂流的砂石、河流沉淀出的泥浆或者火山灰包埋,生物体的有机物质通常会迅速地腐烂,而比较坚硬的部分,如动物的骨骼和牙齿、软体动物的壳、植物的树干都可能成为化石。图27.1是北京猿人的头盖骨化石。北京猿人属于直立人(*Homo erectus*),生活在15万~40万年前北京的周口店一带。在极为稀少的情况下,一个完整的生物,包括其软组织都成为化石。一只昆虫被包埋在树脂中,经历漫长的地质年代,树脂变成琥珀,这只昆虫被完整地保存下来。

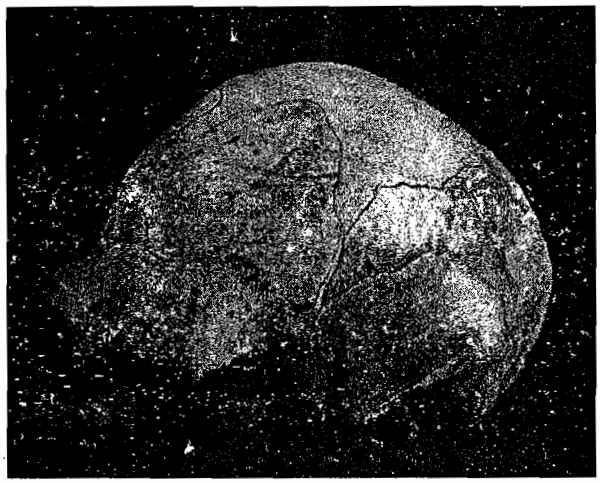


图27.1 北京人头盖骨化石

被包埋在砂石、泥浆中的生物遗留物能否成为化石,关键在于土壤的性质。在潮湿酸性的土壤里,骨骼里的矿物质被溶解,不能成为化石。在泥炭中,那里潮湿的酸性土壤里不含氧,动物的骨骼和软组织都可能保存下来。在碱性土壤中,骨中的矿物质,不会被溶解,新的矿物质,常常是石灰质和氧化铁会沉积到骨骼的孔隙中,置换出原来的物质,达到骨骼重量的35%,成为石化的生物遗骸,这就是我们常见的一类化石。有时沉积岩中的化石不是生物的遗留物而是它的印迹。腕足动物的壳被包埋在海底的泥浆中,壳腐烂了,留有壳的凹痕的泥浆却保留下来。凹痕中充满水及溶于其中的矿物质。矿物质从水中沉积到凹痕的表面,使它硬化而成为印迹化石。

在沉积岩中,上部的地层比下部的地层要年轻一些,因而任何化石及其他考古材料(如古人类制造的石器),发现在下层的比上层的要古老。除非由于地壳扭曲,岩层上下可能发生翻转。一般说,根据上下层关系可以确定地层及其中化石的相对年代。如果要测定其绝对年龄则需要用另外的方法,最常用的是放射性核素测定法。

用放射性核素^{14}C测定年代是建立在^{14}C以恒定的速率衰变为^{14}N的基础之上的。在大气中每10^{12}个稳定性核素^{12}C中有一个^{14}C原子。绿色植物在光合作用中利用大气中的CO_2,每结合进植物组织10^{12}个碳原子,就有一个是放射性的。植物被动物吃掉,^{14}C成比例地成为动物的一部分。生物死亡后,生物停止吸入^{14}C,而已经在生物组织中的^{14}C则继续以恒定的速率衰变,使^{14}C对^{12}C的比例下降。测定样本中放射性核素的数量,确定^{14}C对^{12}C的比例,就可以计算出样本的年代。

^{14}C的半衰期是5 730±30年。大约在7万年以后,剩下的^{14}C的量已经微乎其微了。因此^{14}C测定年代的方法不能用于7万年以前的化石。要测定更加古老的化石的年代就要使用半衰期更长的放射性核素。

放射性核素^{40}K以极慢而又稳定的速率衰变为^{40}Ca和^{40}Ar,半衰期为13亿年。Ar是惰性气体。在火成岩形成时,由于高温,岩石中不可能留有Ar。冷却后,^{40}K衰变为^{40}Ar,才逐渐在岩石中积累Ar,因此只要测出岩石中的^{40}K和^{40}Ar的含量就可以确定该岩石形成的年代。用此法测定化石年代,必须有和化石同年代的可用的火成岩石,也就是有和生物遗留物同时埋葬的火山喷发的岩石。尽管有这些限制,这种方法还是非常有用的。

化石是研究宏进化最直接也是最重要的证据。在宏进化方面得到的一切结论都必须和化石记录一致,并能对化石记录作出科学的解释。

27.1.2 分子生物学是研究生物宏进化的有力工具

生物界既存在着巨大的多样性,又存在着高度的统一性。将任何两个物种进行比较,都可以找到一些性状是它们所共有的,一些性状是各自独有的。分析和比较这些共有的和不共有的性状的类型和数目就能

够知道两个物种亲缘关系的远近。我们可以用经典的形态解剖学的方法对两个物种的表型特征进行分析来做到这一点;也可以用分子生物学的方法对二者的生物大分子的结构进行分析来判定其亲缘关系。

20 世纪 50 年代,分子生物学兴起,人们发现,所有生物在基本的组成成分和基本的生命过程上存在着高度的统一性。从大肠杆菌到人,核酸、蛋白质等生物大分子的结构与功能,遗传信息的复制、转录和翻译均遵循着相同的模式,遗传密码在很大程度上是通用的。这些都有力地证明,整个生物界有一个共同的由来。另一方面,蛋白质、核酸又是地球上已知最复杂的大分子化合物。在各种生物的蛋白质、核酸分子中蕴含着大量有关生物多样性的信息。对不同生物的蛋白质、核酸进行比较研究已经成为研究生物宏进化的重要内容和有力工具。

中性突变与同源蛋白质的比较

在不同的生物中,行使相同功能,并具有明显相似的氨基酸序列的蛋白质,称为同源蛋白(homologous protein)。例如,从需氧的原核生物,到单细胞真核生物,再到真菌、植物和动物,直到人,都有细胞色素 c(cytochrome c),这是一种在生物氧化过程中起电子传递作用的蛋白质。不同生物的细胞色素 c 具有相同的功能和相似的氨基酸序列。然而,不同生物的细胞色素 c 在结构上仍然是有差异的,而这些差异又没有影响到它们的功能,它们在选择上是中性的。人们将同源蛋白上这些很少或没有对存活和生殖发生影响的突变称为中性突变(neutral mutation)。大多数中性突变,经历不多几代的漂变而随机地湮没了;只有很少突变经历很长时间,通过漂变扩散到整个群体而被固定下来。

同源蛋白的存在,证明了有关生物具有共同祖先。同时,可以通过比较它们的相似和差别的程度,判定它们亲缘关系的远近即进化距离(evolutionary distance)。例如,细胞色素 c 由 104 个氨基酸组成。现在已经弄清楚了多种真核生物细胞色素 c 的化学结构。它们的氨基酸序列是很相似的。在 104 个氨基酸的位置中有 35 个完全不变,有 23 个位置只允许 2 种很相似的氨基酸中的一种占据,还有 17 个位置只接受 3 种氨基酸中的一个。人与酵母的差别够大了,但它们的细胞色素 c 也仅有 45 个位置的氨基酸不同,其他 59 个位置是相同的。多种真核生物的细胞色素 c 的结构有相似的一面,从分子层次上说明它们有共同祖先。而不同生物细胞色素 c 的差异则和它们之间的进化距离相关。例如,我们人类细胞色素 c 的序列和黑猩猩相同,和猕猴有一个位置不同,和狗有 11 个位置不同,和鸡有 13 个位置不同,和金枪鱼有 21 个位置不同,等等。这同根据形态学性状的差异判定的亲缘关系是相当一致的(图 27.2)。

同源 DNA 的比较

我们不仅可以通过同源蛋白质的比较,还可以通过其他同源生物大分子的比较来判定有关生物的进化距离。

生物的特征最终是编码于 DNA 中的遗传信息决定的,也就是由 DNA 中核苷酸序列决定的。对不同生物的 DNA 进行比较是确定它们亲缘关系的最直接的方法。对两个物种可比较的 DNA 片段先进行测序,再进行比较,无疑是一种最精确的测定亲缘关系距离的方法。这方法已经积累了不少实例。例如,对人和多种灵长类动物中编码碳酸酐酶的 DNA 进行了测序和比较,以人为标准,黑猩猩核苷酸置换数为 1,猩猩为 4,猕猴为 6,狒狒为 7,人类与这些高等灵长类之间的进化距离清晰可见。

将 DNA-DNA 分子杂交的方法应用于 DNA 比较要比 DNA 测序方法要简便得多。其过程大体上是,首先从不同生物的细胞中提取可比较的 DNA 片段。第二步,加热使 DNA 双链解旋。再将来自不同物种的 DNA 单链混合,并冷却重新形成双链 DNA,这时的双链已经是杂交 DNA 双链。一个物种的 DNA 单链和另一物种的互补单链能结合多紧,取决于两个物种 DNA 序列的相似程度。两个物种的 DNA 越是相似,在杂交的双链分子中形成的氢键越多,结合得越紧,再加热使杂交分子分开时需要的温度也越高。利用这个关系可以测定不同物种生物的 DNA 核苷酸改变的百分率。人们曾用这个方法测定几种灵长类动物的某个同源 DNA 片段的差异。以人为标准,猩猩 DNA 核苷酸改变的百分率为 2.4%,长臂猿为 5.3%,卷尾猴为 15.8%,非洲狐猴为 42.0%。这个结果和根据表型性状所得出的结果是一致的,和有关化石在地层中出现年代的前后也是一致的,人们可以据此判定有关动物的进化距离。

分子钟

据有关资料,这些高度保守的基因及其产物蛋白质,中性突变的速率是恒定的。假如我们对不同物种的同源基因或其产物进行测序,两相比较,得知其 DNA

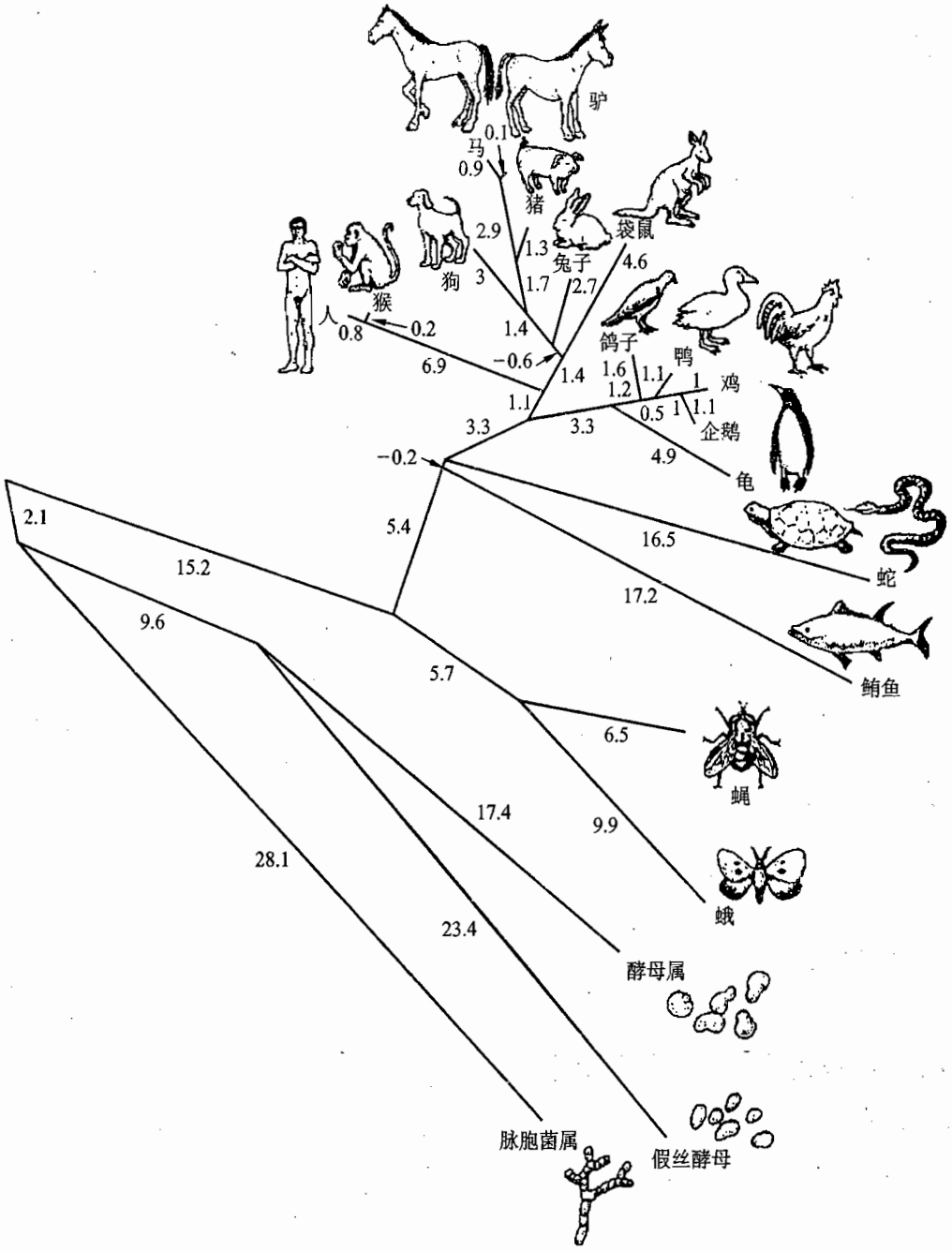


图 27.2 基于细胞色素 c 氨基酸差异所绘制的 20 种生物的系统树 图中数字为分枝所需的核苷酸替换的最低数目。人与猕猴的细胞色素 c 有一个氨基酸不同，所需最低核苷酸替换数为 1。图中，人到人与猕猴共同祖先之间为 0.8，猕猴到共同祖先之间为 0.2，两者相加为 1，人和鸡之间进化距离之和为 15.8，大于观察数 13，这是由于在进化过程发生了回复突变，观察数小于实际改变的数目（引自贺竹梅，2002）

中核苷酸或蛋白质中氨基酸置换的数目，再从化石记录中得知两个相关谱系从共同祖先产生分歧的时期，就可以计算出中性突变的速率，即每置换一个核苷酸或氨基酸所需要的时间。以后，只要测出两个物种的该种基因或其产物的差异，就可推算出有关谱系分歧产生的时间。DNA、蛋白质等生物大分子中性突变相对恒定的速率起了分子钟（molecular clock）的作用。虽然中性突变的速率不可能是严格恒定的，在研究生物进化过程时，即使是粗略地估计分歧时间也是很有意义的。

利用 DNA 的比较和分子钟可以帮助解决分类学中的一些困难问题。大熊猫的体型和熊相似，但在分

布地区和喜食竹子方面又同小熊猫相似，那么，大熊猫是同熊的关系更密切一些，还是同小熊猫更密切一些呢？DNA-DNA 杂交研究表明，这 3 种动物从 4 000 万年前的共同祖先进化而来，在 4 000 万年前分歧成为两支。一支最终形成今日的浣熊和小熊猫，另一支是熊的谱系。后者在 2 000 万年至 1 500 万年之间又分出一支形成今日的大熊猫，它们的进化道路与其他熊类动物不同，它们仅仅以竹子为食物。在 200 万年以前熊的谱系陆续分歧产生今日的棕熊、北极熊、黑熊、马来熊等。分子钟显示，大熊猫更接近熊而不是更接近小熊猫（图 27.3）。

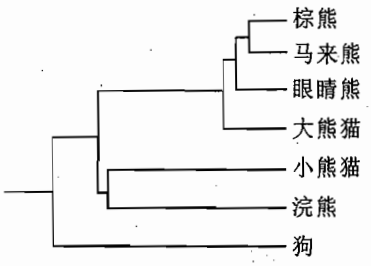


图 27.3 大熊猫和熊、浣熊的关系 利用 DNA 杂交数据构造的分析图表示，大熊猫是一种熊，而小熊猫和浣熊更接近

27.2 生物的宏进化

27.2.1 地层中的化石记录了生物进化的历程

如果我们将沉积形成的地层比喻成一本书，化石就是其中的文字，它纪录下 35 亿多年地球上的生物及其环境演化的历史。地质学家把地球形成以来的 45 亿年漫长岁月划分为 4 个大的阶段，即 4 个宙（Eone）。最早的是冥古宙（Hadean，45 亿年前到 38 亿年前），以后依次为太古宙（Archean，38 亿年前到 25 亿年前）、元古宙（Proterozoic，25 亿年前到 6 亿年前）和显生宙（Phanerozoic，6 亿年前至今）（表 27-1）。

太古宙的生命印记

冥古宙是地球历史的第一个大的地质阶段。这个阶段地球演变的主要事件是地球的形成、地壳的形成以及前生命的化学进化。随着生命起源和细胞形态的生命的出现，地球进入了太古宙。这个阶段距今已经长达 38 亿年至 25 亿年之久。在漫长而无情的时间长河里，沉积岩连带其中的生命痕迹，时而深埋于地下，时而被推出地面，多次经历了高温高压炼狱般的环境条件，在这里已经很少能留下作为化石的细胞。科学家转而去寻找其他形式的生命遗迹，即所谓生命印记（biosignature）。

二氧化碳是火山排出的气体之一。来自火山喷发的二氧化碳，约有 1% 是 ^{13}C，其余的是 ^{12}C。生命活动对碳的稳定性放射性核素 ^{12}C 和 ^{13}C 有“分馏”作用。它能使 ^{12}C 更多地进入有机碳化合物，使生物有机碳中 ^{12}C 相对于 ^{13}C 的比例显著地比没有被生物利用过的碳要高。在格陵兰的伊苏瓦（Isua），有太古宙岩层的露头，其中的碳斑点中 ^{12}C 与 ^{13}C 的比例与生物来源的数值非常接近。这些古老岩石的露头超过了 37 亿年。这是目前没有疑义的最古老的生命印记。叠层石（stromatolite）是另一种常见的远古时代的生命印记（图 27.4）。它是微生物群体构建的一种生物礁，呈圆丘形的层状结构。现存于澳大利亚西海岸中部的叠层石，大约形成于 35 亿年前。这是又一个未遭质疑的最古老的生命印记之一。也曾有人报道，在太古宙地层中曾发现过微体化石，但它们常常遭到质疑。

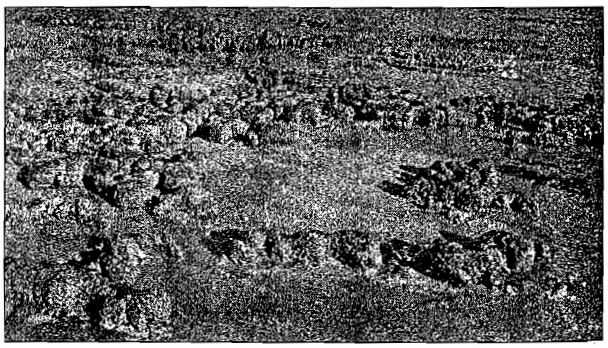


图 27.4 叠层石 位于澳大利亚西海岸沙克湾（引自 Starr，1997）

蓝细菌在元古宙走向繁盛

元古宙的一大地质特色是存在大规模的叠层石碳酸盐沉淀。在元古宙的叠层石和燧石中常常能找到蓝细菌的微体化石。蓝细菌的群体和群落有时可以原地原位地保存在硅化的叠层石中，这表明蓝细菌是这时期叠层石的主要造礁生物。研究证明，底栖的由蓝细菌及其他细菌组成的席状细菌群落层层叠加，在其中沉淀大量碳酸钙和碳酸镁等沉淀物，逐渐形成层积岩，即为叠层石。在世界各地的元古宙碳酸盐岩中，到处可见叠层石生物礁，这标志着蓝细菌在走向繁盛。在 20 亿年前，大气圈中开始有自由氧的积累。这标志着在元古宙蓝细菌的光合作用已经是释放氧的光合作用。

表 27-1 地质年代与进化事件

宙	代	纪	世	百万年前	生物进化的主要事件
显生宙	新生代	第四纪	现代	0.01	冰期已过,气温上升,人类发展
			更新世	1.8	冰期,人属发展
		第三纪	上新世	5	南方古猿出现并发展
			中新世	24	哺乳动物和被子植物继续适应辐射
			渐新世	38	灵长目动物(包括猿)起源
			始新世	54	被子植物的优势增长 多数现代哺乳动物起源
			古新世	65	哺乳动物、鸟类和传播昆虫适应辐射
	中生代	白垩纪		144	出现被子植物 白垩纪末恐龙走向灭绝
		侏罗纪		213	裸子植物继续作为优势植物 恐龙占优势
		三叠纪		248	裸子植物成为优势景观 最早的恐龙、哺乳动物和鸟类
	古生代	二叠纪		286	爬行类适应辐射;似哺乳动物的爬行类和大多数现代昆虫的目起源,许多海洋无脊椎动物灭绝
		石炭纪		360	广阔的维管植物森林,最早的种子植物 爬行类起源,两栖类占优势
		泥盆纪		408	硬骨鱼类多样化增长 最早的两栖类和昆虫
		志留纪		438	无颌鱼类多样化,最早的有颌鱼类 维管植物和节肢动物登上陆地
		奥陶纪		505	海洋藻类繁盛
		寒武纪		590	大多数无脊椎动物门起源,最早的脊索动物 藻类多样化
元古宙				2 500	蓝细菌在元古宙占优势,但在元古宙末衰落 最早的动物,最早的多细胞藻类 真核生物起源 大气中氧开始积累
太古宙				3 800	光合作用起源 最早的叠层石和微生物化石记录 生命起源和细胞起源
冥古宙					地球起源于 45 亿年前,经过地核与地幔分异,地球形成,前生命化学进化

太古宙时期的地球表面状态与今天的截然不同：地球演化初期的还原性大气圈已经转变成以 CO_2 为主的酸性大气圈。地壳刚刚形成。由于 CO_2 的温室效应，平均温度很高，地壳构造活动强烈，地幔与地壳之间有较大规模的物质交换。大气中缺少氧，高空没有臭氧层，宇宙辐射直达地面。原始生物只能存在于海洋深处。

在元古宙悠长的历史时期里，地球表面状态发生了巨大变化。由于蓝细菌的代谢作用和当时海水的物理化学状态，引起大规模的碳酸盐沉积，形成巨大的生物礁，从而将大量的 CO_2 移出大气。大气中 CO_2 含量下降导致全球平均温度下降，大面积稳定的地块形成和发展。与此同时，蓝细菌作为释氧的光合自养生物，在光合作用中释放出氧气，导致大气中氧的积累，臭氧层的形成，使到达地面的紫外辐射强度逐渐减弱。蓝细菌的活动改造了岩石圈，也改造了大气圈。

蓝细菌 10 多亿年的繁盛改变了环境，又反过来影响生物进化。臭氧层的形成使生物可以进入水圈表层。氧的积累为真核生物的出现创造了条件，已知最早的真核单细胞生物化石是发现于加拿大冈弗林特(Guhflint)燧石层中的球状微生物，断代大约为 19 亿年前。元古宙末期出现了真核生物的多细胞化。在我国贵州中部的磷块岩中发现 6 亿至 6.5 亿年前有细胞分化的植物化石。蓝细菌的繁盛最终导致自身的衰落，6 亿 ~7 亿年前叠层石的丰度和形态多样性显著下降，这标志着蓝细菌时代将结束。有分化的叶状体植物大量涌现，多细胞后生动物的多样性明显增长。

显生宙宏体多细胞真核生物的进化

5.9 亿年前，以蓝细菌为代表的微体单细胞生命在生态系统中占据的优势地位逐渐被宏体真核多细胞生物所替代，地球进入显生宙时代。显生宙的主要进化事件是多细胞真核生物的进化。显生宙包括三个代(Eras)，即古生代(Palezoic)、中生代(Mesozoic)和新生代(Cenozoic)。寒武纪(Cambrian)是古生代的第一个纪。刚刚进入寒武纪，在长约 500 万年的时间里，几乎是突然地出现了许多门类的无脊椎动物和原始的脊索动物。这一次动物类型的爆发式适应辐射，称为寒武纪爆发(cambrian explosion)，在动物进化史上没有哪个时期能与之相比。在寒武纪初期，各大类群的藻类的进化趋势也基本上形成。

在古生代的前三个纪，即寒武纪、奥陶纪(Ordovician)和志留纪(Silurian)，所有生物都是水生的。在志留纪末期，4 亿多年前，大气圈氧含量继续上升，达到现代大气氧含量的 10%。地面上空 20 ~40 km 处的臭氧层已能吸收相当一部分紫外线。加之这一段时间，陆地上升，海水后退，一些地区的海变成低湿平原，形成大大小小的洼地，为生物从水域向陆地发展创造了条件。率先登陆的是无种子维管植物(裸蕨)、真菌和节肢动物。维管植物作为生产者，在利用环境中的能量和物质的效率，对环境的调控能力等方面都是蓝细菌所不能比拟的。2.8 亿年前至 3.6 亿年前的石炭纪，在欧亚大陆覆盖着大片主要由高大的无种子维管植物组成的湿地森林。这些森林是地质史上最大的“成煤森林”。无种子维管植物生活史中的有性生殖这个环节还离不开水。人们将无种子维管植物称为植物界的“两栖类”。到了石炭纪末，出现了裸子植物，有性生殖摆脱了对水的依赖，成为完全的陆生植物。维管植物是继蓝细菌以后又一类对环境产生巨大影响的生物，由于维管植物以及海洋中浮游藻类的光合生物的共同作用，大气中氧含量继续上升，臭氧层对紫外线的屏蔽作用进一步加强，CO_2 含量进一步下降，这就为脊椎动物的登陆准备了条件。

脊椎动物从水生到陆生的演化比维管植物要晚一拍。在志留纪的末期，无种子维管植物已开始登陆，这时才出现最早的硬骨鱼。在泥盆纪末，出现了从水生到陆生的过渡性动物两栖类。从鱼类到两栖类，呼吸器官和运动器官发生了适应陆地生活的改造，但有性生殖还必须在水中进行。脊椎动物出现了羊膜卵，才获得在陆上的繁殖能力。最早具羊膜卵的爬行类出现于 3.4 亿年前的石炭纪。和裸子植物一样，爬行类是生活史的各个环节都适应了陆地生活的脊椎动物。

到了中生代，裸子植物和爬行类走向繁盛。这是裸子植物和爬行类(更确切说是恐龙)的时代。6 500 万年前，白垩纪末，恐龙灭绝，物种发生了一次大的更替，地球步入了新生代。这是哺乳动物、鸟类和被子植物占优势的时代。

纵观生物的进化历史，我们可以看到，今日地球表层适合于生命存在的环境条件是长达 38 亿年之久的生物与地球环境相互作用、协同进化的结果，地球的这种状态仍然靠生物来维持、支持和调控。我们还可以看到，具有相对简单结构的生物类型在生命史上出现较早，具有复杂结构的出现较晚；生物结构越复杂，出现的时间越晚。在生命史早期，生物圈的生物组成相对单调；晚期生物圈的生物，其形态结构上的分异性

(多样性),随着生境的扩展而增大。换句话说,从大的时间尺度上看,生物个体结构的复杂性和多样性,呈增长趋势。

27.2.2 地壳板块的移动影响了生物进化

我们脚下的陆地是组成地壳的板块的一部分。板块总是以极其缓慢的速度在漂移。在生物学时间尺度里,漂移距离很小,它对环境和生物的影响也很小,可以忽略不计。而在地质时间尺度上,地球上的陆地曾经大合大分,它对环境和生物进化带来的影响不可低估。

早在1912年,法国气象学家魏格纳尔(Alfred Wegener)提出大陆漂移学说(theory of continental drift)。他认为,地球上所有陆地曾经连成一个称之为泛古陆(Pangaca)的超级大陆。这个泛古陆后来破裂为若干块,像木排一样漂移到现在的位置,成为如今的几个大陆。魏格纳尔的假说在当时没有被多数科学家接受。到了20世纪最后20多年,由于积累了大量的材料,多数地质学家、考古学家和生物学家转向支持大陆漂移的观点。

现在知道,地球这个行星有一个薄薄的凝结的外层,称之为地壳(crust)。地壳分成若干个巨大的不规则的板块(plate)。陆地是板块上最高的部分。不同板块彼此衔接的界面称为嵴(ridge)。地壳下面是一团炽热的物质,称为地幔(mantle)。由于地幔中的熔岩不断地环流,地壳板块缓慢地不停顿地移动。它不仅使大陆移动,还使两个邻近的陆块碰撞,使山脉升起,在彼此滑动的地方形成火山和发生地震。

寒武纪以来,地球上的陆块经历了分久必合、合久必分的演变。在寒武纪,地球上有4块大的和2块小的陆块,它们彼此相向移动。大约在2.5亿年前,接近古生代的末尾,板块移动使所有大陆连续在一起构成泛古陆(Pangaea)。这一次大陆的大融合,给环境带来巨大的影响。海岸线减少了,洋流改变了,海平面降低,许多浅滩消失,在这个超级大陆上出现了沙漠。原先被隔离的生物,现在走到一起,出现了新的竞争。这一切对生物界产生深刻的影响。

中生代早期,大约在1.8亿年前,泛古陆开始再一次破碎分开。在1.35亿年前,泛古陆分裂成两个陆块:北边的劳亚古陆(Laurasia)和南边的岗瓦那古陆(Gondwana)。在6 500万年前,现代大陆开始成形。然后,在1 000万年前,印度和欧亚大陆连接,印度-澳大利亚和欧亚两板块缓慢而持久地挤压形成喜马拉雅山,这是地球上最高和最年青的山脉。今天,印度-澳大利亚板块看来已经分裂为二,澳大利亚板块独立于印度次大陆板块(图27.5)。

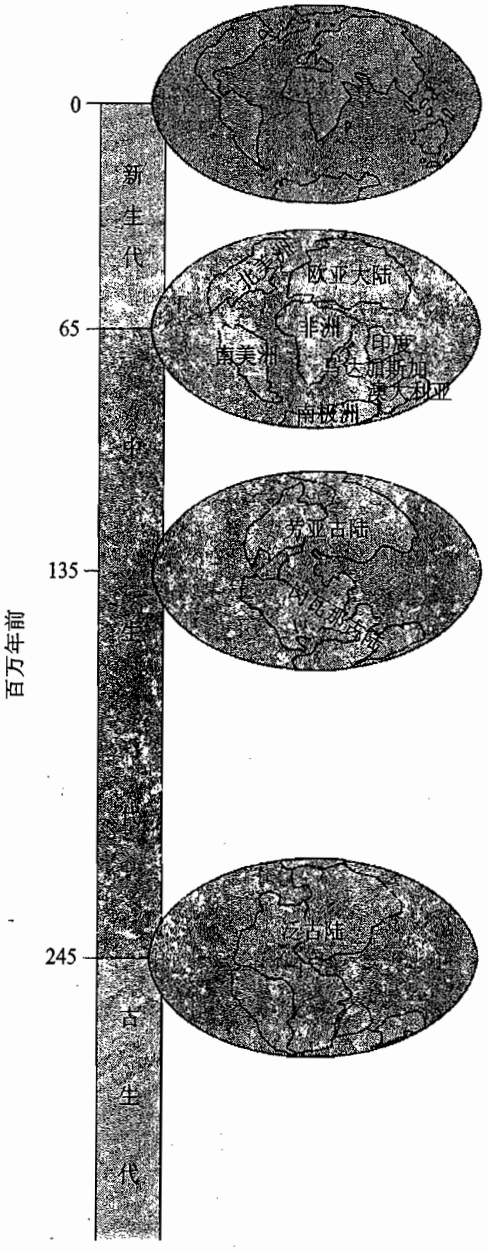


图27.5 大陆漂移的历史 泛大陆在大约2.5亿年前形成。在大约1.8亿年前,泛大陆开始分为北面(劳亚大陆)和南面(岗瓦那大陆)两块大陆,它们后来分裂成为现代的大陆。印度大陆和欧亚大陆在1 000万年前互相碰撞形成世界上最高、最年轻的山脉——喜马拉雅山。虽然并非以使人们眩晕的速度进行,大陆却在持续漂移(引自Campbell等,2004)

大陆漂移学说解决了许多化石物种和现生生物分布的难题。澳大利亚动物区系是现今所有动物区

系中最古老的区系。它最突出的特点是缺少在现代地球其他地区已占统治地位的胎盘类哺乳动物，即真兽亚纲，而保存着原始的哺乳类——原兽亚纲和后兽亚纲。这种现象是怎样产生的呢？在侏罗纪，哺乳动物进化产生了原兽亚纲（如针鼠鼹和鸭嘴兽）和后兽亚纲（有袋类），它们分布于泛古陆许多地方，向南一直到达南极和澳大利亚。到了晚白垩纪，澳大利亚仍然和南极洲相连，但已经和其他大陆分离。在这以后，在欧亚大陆、非洲等地进化产生了更为进步的真兽亚纲。由于海洋阻隔，它们不能到达澳大利亚和南极洲。到了第三纪，南极洲和澳大利亚分离，南极洲上的哺乳动物灭绝，澳大利亚向北漂移。澳大利亚作为一个隔离的进化区域，一直是原兽和后兽动物的家园（图 27.6）。

27.2.3 集群性灭绝掀开生命史新的一页

当环境发生变化时，原有物种或者朝着适应新的环境条件方向进化，形成新的物种，或者走向灭绝。地球上可利用资源是有限的，物种数量不可能无限地增长。常规性的灭绝总是以一定规模经常地发生着。此外，在地球生命史上也发生过这样的事件：在一个相对短的时间里，有大批物种灭绝，称之为集群性灭绝（mass extinction）。这样的灭绝达 5 次之多。它们依次发生在晚奥陶纪、晚泥盆纪、晚二叠纪、晚三叠纪和晚白垩纪。人们研究得最清楚的是白垩纪末的大灭绝。

从侏罗纪到白垩纪末（6 500 万年前），在大约 1.5

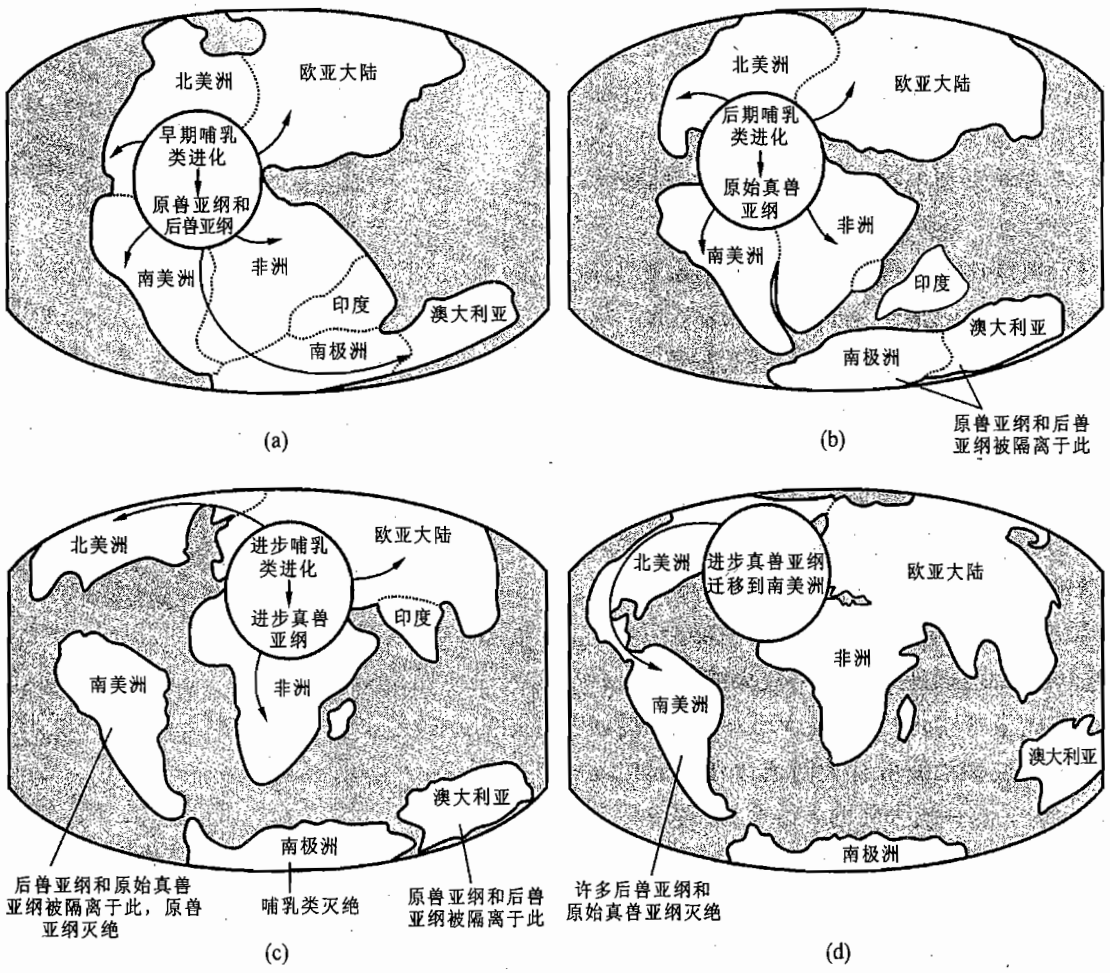


图 27.6 侏罗纪后的大陆漂移对哺乳动物分布的影响 （a）1.45 亿～1.60 亿年前（侏罗纪）的地球。在 2.5 亿年前，地球上所有大陆连接形成泛古陆。大约在 1.8 亿年前，泛古陆向南北两个方向分裂。在地图上，北美洲和欧亚大陆即为北方的劳亚古陆，其余部分为岗瓦那古陆。两块古陆尚连接在一起。（b）8500 万～1 亿年前（白垩纪）的地球。两块古陆进一步分离，岗瓦那古陆分裂为 3 个陆块。（c）2 000 万年前（中新世）的地球，现代大陆基本形成。（d）500 万年前（上新世）的地球；现代大陆完全成形（引自 Strickberger，1995）

亿年的时间里，恐龙是在陆地和空中占优势的动物。然而在白垩纪末的一个相对短暂时间里，除了其中一支作为鸟类延续到现代，其余均归于灭绝。这次集群性灭绝丧失掉多于一半的海洋动物和大量的陆地动物和植物。现在多数科学家相信，造成白垩纪末大灭绝的一个重要原因是一次小行星对地球的撞击。

铱是一种在地表岩石中罕见而在许多陨石中常见的化学元素。陨石撞击地球后，它们所含有的铱可能在沉降层中保存下来。1980 年阿尔瓦雷兹(Luis Alvarez)和他的儿子在意大利发现某些地区黏土层中铱的含量很高。他们推测，这是一颗直径 10 ~ 14 km 的小行星撞击地球，产生猛烈爆炸后的沉降物。更奇怪的是该黏土层恰好形成于地球上发生恐龙集群性灭绝的时候。他们做了一个有划时代意义的猜测：一次小行星对地球的撞击使恐龙在地球上的统治结束了。

白垩纪末小行星撞击假说已经得到多方面的支持。最有说服力的证据是在墨西哥尤卡坦半岛(Yucatan peninsule)和墨西哥湾先后发现了撞击坑。地质学家们在这里搜寻到多种撞击示踪物。例如，在撞击坑的底部可找到角砾岩，部分抛射出的碎屑重新沉降后形成的微球柱，以及变形的石英晶体等。现在几乎没有科学家怀疑，在白垩纪末期，发生过一次大撞击，并成为恐龙灭绝的罪魁祸首。虽然，并不因此排斥其他因素如火山喷发、地震的影响。

根据有关资料推测，如果一颗直径 10 km 的小行星撞进一条海岸线，能产生数千度的高温和 100 万个大气压(1 大气压 = 101 千帕)的压力，抛射出约 21 000 km^3 的碎屑。这些碎屑穿过大气层，在几个月的时间里遮天蔽日，使阳光几乎无法到达地面。气温将在长达半年的时间里保持在冰点以下。撞击产生的海啸能掀起高达 90 m 的巨浪，将引发一场 13 级的地震。一瞬间抛射出来的大量污染物——灰尘、二氧化硫和二氧化碳等，使气候发生重大变化，导致众多物种在数千年或更短的时间里走向消亡。小行星和地球碰撞是非常罕见的事件，但一旦发生将会对生物的进化产生巨大的影响。

一些科学家一直在搜寻其他几次集群性灭绝的撞击坝石坑和示踪物。人们也获得一些撞击的证据线索，但还没有像白垩纪末期那么有说服力。我们还必须考虑造成大灭绝的其他因素。在古生代和中生代交替的二叠纪末有一次大的集群性灭绝，正值各大陆融合为超级的泛大陆之时，这二者也可能有一定关系。

集群性灭绝对生物界来说是破坏性极强的飞来横祸，但也有创造性的一面。例如，恐龙的灭绝为哺乳类的发展提供了机会。在白垩纪末大灭绝之前，哺乳动物至少已经存在 7 500 万年。然而，那时陆地上的生存空间几乎都被恐龙占据，弱小的哺乳动物无法与之抗衡。哺乳动物在新生代的崛起无疑和恐龙灭绝留下生存空间有关。在每一次大的集群性灭绝之后，接踵而至的往往是生物多样性的一次新的爆发。

当导致集群性灭绝的灾难来临时，一些生物如果具有一些关键性适应性状，使之能耐受集群性灭绝时发生的巨大变化，在其他动物死亡之后仍能生存繁殖，就有可能产生适应辐射(参见 27.2.4)，导致物种数量的激增。例如，体表有毛发和用乳汁去养育幼崽是哺乳动物独特的性状，在白垩纪集群性灭绝前就进化出来。这些性状使一些哺乳动物逃过了白垩纪末的劫难，成为新生代地球的优势动物(图 27.7)。羽毛对于鸟类也是如此。当绝大多数恐龙在一个巨大变化的环境中不能生存时，这些性状帮助哺乳动物和鸟类逃避了灭顶之灾而保存了下来。

27.2.4 进化趋势是如何产生的

在物种谱系的进化中，化石记录常常显示出某种趋势。例如，在人属进化中，脑容量越来越大而牙齿却越来越小。能人的脑容量为 660 cm^3，直立人的为 935 cm^3，而智人的则为 1 400 cm^3。能人的前臼齿嚼面为 109 mm^2，直立人为 99.3 mm^2，而智人的只有 69 mm^2。生物进化并没有预定目的或目标，那么，进化趋势(evolutionary trend)是如何产生的呢？

图 27.8 表示一个物种谱系身体或某种器官的大小变化趋势的形成过程。分支树的每一条横线代表新的物种从亲代谱系进化出来，横线的长短表示新物种比它的直接祖先大多少(向右分支)或者小多少(向左分支)。竖线代表每一个物种存在时间的长短，其盲端代表物种灭绝。自然选择是有方向的，但这种方向不是在生物和环境之间发生相互作用之前被预订的，而仅仅表现在选择的结果之中。一个群体，在每一个世代都可能面临新的选择，新的机遇和新的挑战。不同的群体由于所处环境不同，它们经受的选择压力不同，向适应各自环境的方向进化，形成不同的新物种。新物种的身体或其器官比之于亲本物种可能增大(向右)，也可能出现变小(向左)。假定向左进化的物种灭绝的概率比向右的要高。大部分向左的谱系灭绝了，

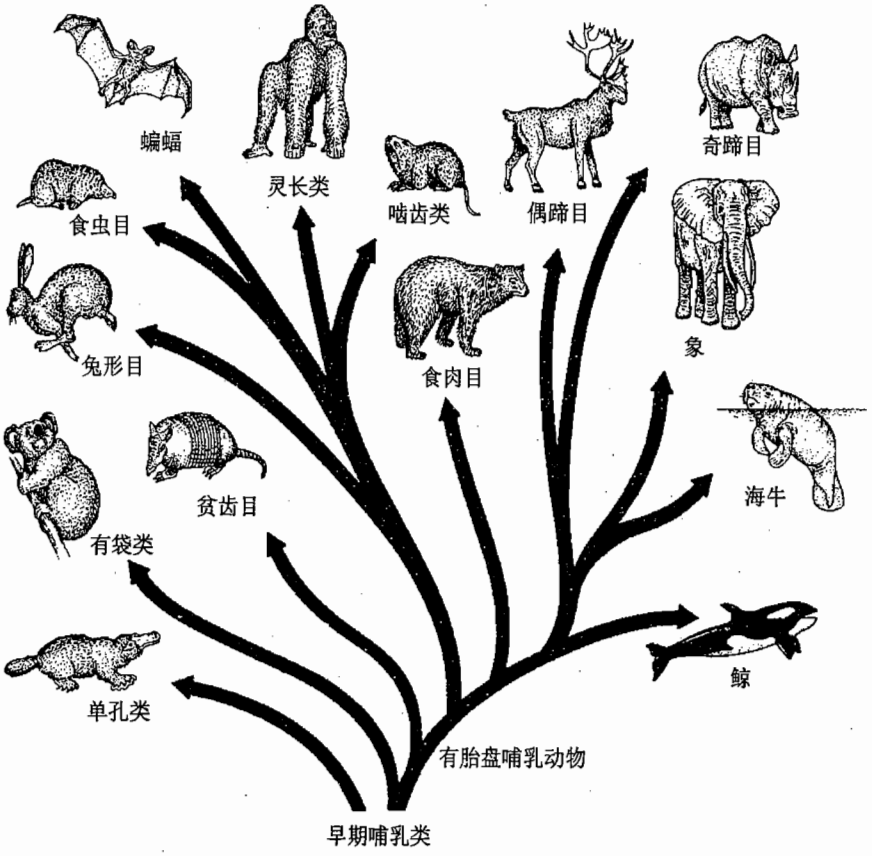


图 27.7 哺乳动物在新生代的适应辐射(引自 J. H. Postlethwait, 1989)

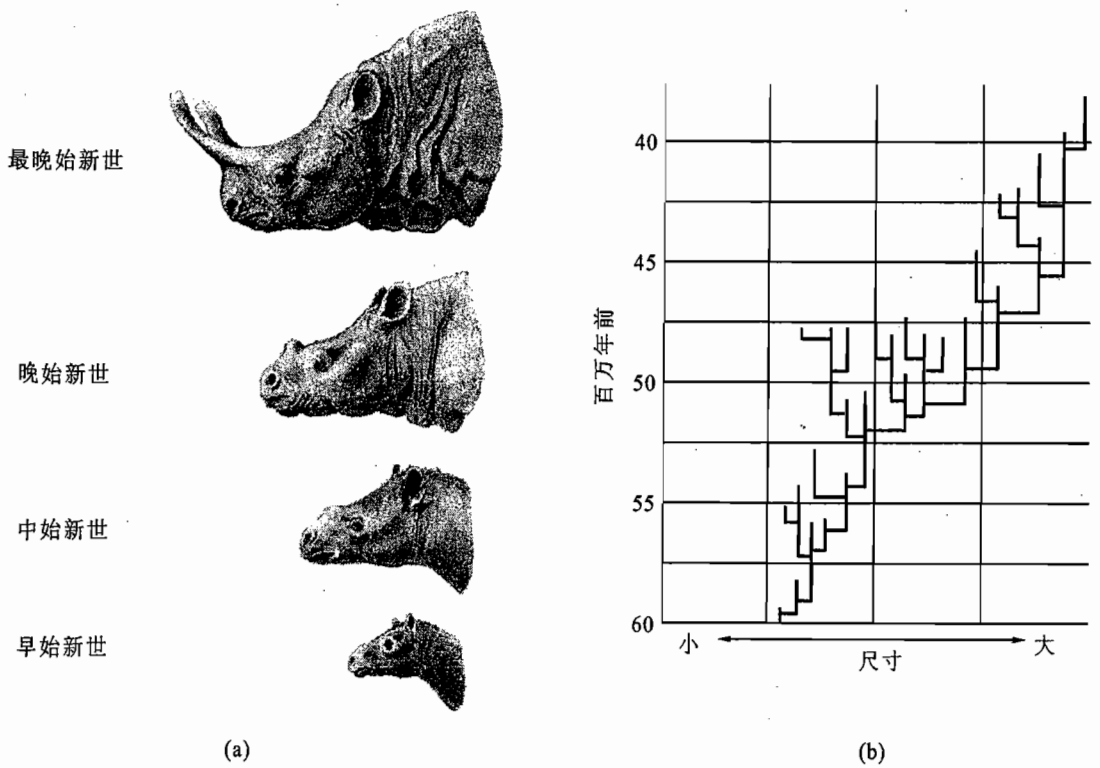


图 27.8 进化趋势 (a) 雷兽(titanotheres)在始新世的进化趋势。(b) 由于物种不均等生存而产生的进化趋势模型(引自 Campbell 等, 2000)

同时却不断向右进化出另外新的物种，从而总的趋势是朝向右边的，即身体和某种器官不断增大。由此可见，在一个进化谱系中，不同物种之间存在不均等的存活(unequal survival)，就能够产生进化趋势。如果存活机会是相等的，物种形成却是不均等的，譬如说，向右的谱系没有或很少有新物种产生，而向左的谱系则层出不穷地产生新的物种，也会呈现进化趋势。物种演变在总体上也会显现出身体或其器官越来越大的趋势。

不同的生物，包括亲缘关系甚远的生物，如果生活在条件相同的环境中，有可能产生功能相同且形态相似的结构，以适应相同的条件，称为趋同进化(convergent evolution)。鲸、海豚等生活在海洋的哺乳动物和鱼类的亲缘关系很远，但由于都生活在水域，都进化出流线型的体型。反之，有些生物虽然同出一源，由于生活在不同的环境条件下，有不同的进化趋势，某些方面彼此变得很不相同，此种现象称为趋异进化(divergent evolution)。北极熊(*Ursus maritimue*)从棕熊(*Ursue arctos*)发展而来。分布于北极地区的北极熊是白色的，足掌有刚毛适于在水上行走，肉食；棕熊是棕色或黑色的，足掌没有刚毛，虽然也属于食肉目，却以植物为主要食物。一个祖先物种适合多种不同的环境而分化成多个在形态上、生理上和行为上不相同的种，形成一个同源的辐射状的进化系统，即是适应辐射(adaptative radiation)。达尔文在加拉帕戈斯群岛上发现的13个地雀姊妹种就是适应辐射的产物。

两个或多个系谱，因有大体相近的进化方向而分别独立地进化出相似的特征，称为平行进化(parallel evolution)。有袋类和真兽类来自共同祖先，澳大利亚和欧亚大陆自第三纪以来长期隔离，双方各自发生适应辐射，并独立地进化出适应相似环境的相似的物种。如澳大利亚的袋狼(*Thylacinue*)和欧亚大陆的狼(*Canie*)相似，袋鼹(*Notoryetes*)与鼹属(*Talpa*)相似等。平行进化的事实说明生态条件对进化的影响是很大的。

27.2.5 真核细胞的内共生起源是一种进化机制

在加拉帕戈斯群岛上，来自南美洲大陆的祖先地雀，其后代在群岛上适应不同的食物，喙的大小和形状发生了变异，分别演化成13种不同的地雀。从一个祖先地雀到13种地雀，生物多样性增加了，但其结构的复杂性并没有显著变化。这种进化称为水平进化(horizontal evolution)。一些高级分类群特征的出现，如真核细胞细胞器的起源，脊椎动物脊索与脊椎骨的起源，维管植物维管系统的起源，两栖类呼吸器官的出现，陆生动物羊膜卵的出现等，它们往往导致生物结构呈复杂性增长。这类进化称为垂直进化(vertical evolution)，它们构成宏进化中的重大事件。

从达尔文到综合进化论，他们着重研究的进化机制是通过连续的选择，逐步积累微小变异而实现的进化。这种进化机制用来解释水平进化是有效的。然而，单单依靠微小变异的积累能够将垂直进化完全解释清楚吗？在宏进化中是否还有其他某种特有的进化机制呢？

有关真核细胞起源的内共生学说(endosymbiotic theory)是这样描述线粒体的起源的：一种需氧的原核生物被某种厌氧的原核生物吞入胞内，它可能作为食物被消化；也可能为吞入者所容忍而在其细胞内生活下来。在后一种情况下，由于两者具有某种互补关系，逐渐共生融合为一体，被吞入者演化成线粒体。这种内生融合过程完全可以视为一种进化机制，一种能导致生物结构的复杂性增长的机制。这种机制明显地不同于那种由于微小变异积累而产生新变种和新物种的进化机制。可惜这种机制仅仅适用于线粒体和叶绿体的起源。那么，是不是还有另外的进化机制呢？

27.2.6 旧结构对新功能的适应

生物体的一些器官有时有不只一种功能，它总是有一种主要功能，体现了特定的选择效应。此外，它还可能有某些次要的功能，这是选择的副产品。人和猿的手都有两种抓握功能：用指和掌相对来抓握物体称为力量型抓握(power grip)，用大拇指和其他指相对来抓握叫灵巧型抓握(precision grip)(图27.9)。猿主要用手来攀援树木或者在树冠间臂行，用的都是力量型抓握。与此相适应的，猿的手指比较长，指骨是弯曲的，指尖狭窄。猿也能进行灵巧型抓握。人和猿的大拇指都能运动到其他指的对面，与其他指相对。但是对于猿，灵巧型抓握是次要的功能。猿的大拇指是简缩的，猿的灵巧型抓握远没有人那样灵活和精确。与猿形成鲜明对照，人也能做力量型抓握，但已不如树栖的猿那么重要，对人的生存至关重要的是用灵巧型抓握去精确地操作工具。人的手似乎是专门为此“打造”的：人的手短而宽，指骨不再弯曲，指端比较宽，特

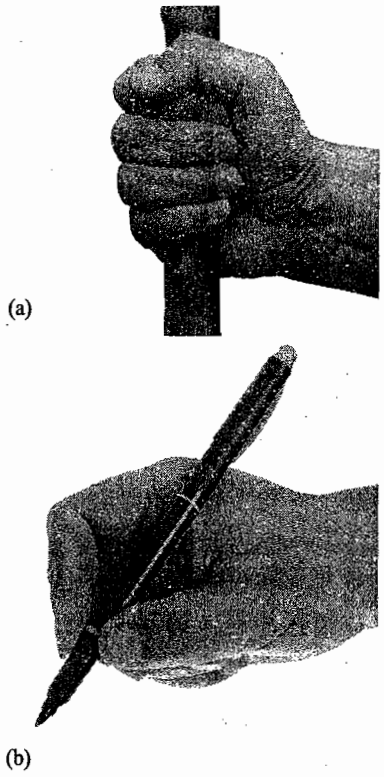


图 27.9 力量型抓握(a)和灵巧型抓握(b)

别是有一个发育良好的大拇指。

当人类祖先从树上走下来,力量型抓握对生存的重要性下降了。他们愈来愈多地应用工具谋生,他们用石刀切开兽皮获取皮下红肉,用石刀削尖木棍去挖掘地下根茎……这些都需要借助灵巧型抓握精确地操作工具。他们不可能等到大拇指变得粗壮了以后再从事这些营生。开始时,他们只好因陋就简地用简缩的大拇指去完成这一切。尽管这样做是笨拙的,费劲的,仅仅是勉强可行的。这时,哪怕大拇指稍微粗壮一点,其他指稍微短一点,大拇指的指头和其他指的指头的距离稍微近一点,都会有利于提高灵巧型抓握的效率。由于用灵巧型抓握作工具已经成为古人类谋生手段的一个重要因素,这些有利于灵巧型抓握的性状被保存下来,经过连续世代的选择,猿手被改造成为人手。

由于环境和动物行为的变化,原先主要适合于某种功能的器官结构,通过自然选择而改变为更好地适合另一种功能的结构,这是一种在进化史中常见的进化革新机制。某些鱼类的鳔,其主要功能是调节身体的密度,同时也具有某种程度的呼吸功能,后来演变成以呼吸为主要功能的器官。鸟类的羽毛最初的功能是保持体温,但在进化中发展为翅羽,用于飞翔。

器官功能的变化,改变了器官适应性进化的方向,无疑是重要的宏进化事件,古德尔将功能变化后的适应过程称为联适应(exaptation)。在联适应过程中,自然选择可能使结构变得更好的适合新的功能。有了联适应的概念,宏进化中的许多现象可以获得合理的解释。

27.2.7 进化中大的形态变化与发育的调控

在基因突变对进化所起的作用这个问题上,现在人们不仅关注结构基因,而且越来越重视调控发育的基因突变的效应,后者对探索宏进化的产生机制有着重大意义。从本书第 22 章,我们已经知道,在果蝇胚胎发育中,轴和体节形成之后,决定各个体节器官发育的主基因是位于第 3 染色体上的同源异形基因。同源异形基因中的双胸复合体有三个基因,其中之一为超双胸基因(*ultrbithraxa*, *Ubx*)(图 27.10)。2002 年,M. Ronshaugen 报告,他们第一次搞清楚节肢动物进化中的一个形态转变是 Ubx 蛋白 C 末端的几个氨基酸发生变化所带来的。

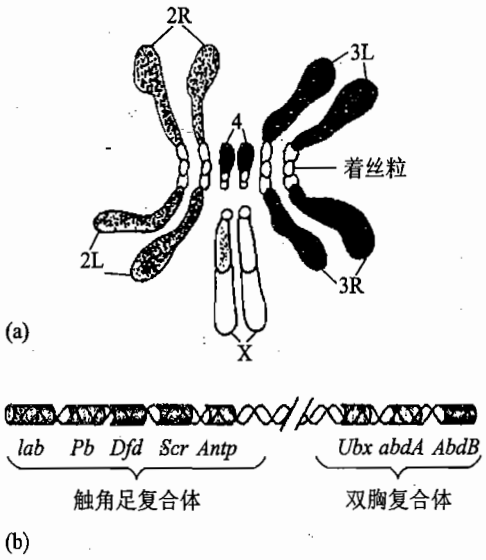


图 27.10 果蝇 *Ubx* 位于第 3 染色体上 (a) 果蝇染色体组型。(b) 同源异型基因在第 3 染色体上排列次序

六足的果蝇是昆虫纲(Insecta)动物,多附肢的卤虫是甲壳纲(Crustacean)动物。大约在 4 亿年前,从多附肢的似甲壳纲的节肢动物祖先进化出六足的昆虫。在这个过程中,Ubx 的一个功能发生了一个变化。在

卤虫等甲壳纲动物，Ubx 不抑制胸部胚胎附肢的发育，而在果蝇及其他昆虫中，Ubx 强烈地抑制胸部胚胎附肢的发育。

分析卤虫和果蝇 Ubx 蛋白的序列发现，卤虫 Ubx 蛋白 C 末端 29 个氨基酸中有 7 个氨基酸是丝氨酸或苏氨酸。不仅如此，在节肢动物中，所有已知对胚胎附肢缺少抑制功能的 Ubx 蛋白，都和卤虫 Ubx 一样，其 C 末端有多个丝氨酸或苏氨酸。反之，果蝇及所有昆虫的 Ubx，其 C 末端 26 个氨基酸中没有丝氨酸或苏氨酸。在果蝇 Ubx 的 C 末端中有一段主要由谷氨酰胺和丙氨酸组成的共 16 个氨基酸的序列，称为 QA 基元，而卤虫 Ubx 的 C 末端则没有这个基元。

为了查明卤虫 Ubx 和果蝇 Ubx 在抑制胸部胚胎附肢上功能的不同与其氨基酸序列的关系，以果蝇胚胎作为模型动物，用转基因的方法，让果蝇 Ubx、卤虫 Ubx 以及它们的各种变体（version）Ubx 在果蝇胚胎中表达。这些变体 Ubx 蛋白是专门用来检验 C 末端氨基酸组成的效应的。如图 27.10 所示，变体蛋白 *Art*ΔC-term 是切掉 C 末端的卤虫 Ubx 蛋白，在 *Art*250Dros 中卤虫 Ubx 蛋白的前 250 个氨基酸序列取代了果蝇 Ubx 蛋白的类似的区段，在 *Art*Ubx S/T to A1-5 and 7 中卤虫 Ubx 蛋白 C 末端的 6 个丝氨酸或苏氨酸被丙氨酸所置换，等等。实验结果证明，卤虫 Ubx 蛋白对胚胎附肢没有或很少抑制能力，原因就在于其 C 末端具有这些丝氨酸或苏氨酸，如果切除了其 C 末端或者把丝氨酸和苏氨酸置换掉，就有了较强的抑制能力；果蝇 Ubx 蛋白对胚胎附肢具有强烈的抑制作用，原因就在于其 C 末端没有丝氨酸或苏氨酸，如果把它的末端换成卤虫 Ubx 蛋白的末端，抑制作用就会显著降低（图 27.11）。

根据上述试验推断，历史上某种甲壳纲的祖先物种，由于它的 Ubx 蛋白 C 末端的丝氨酸或苏氨酸位点发生突变，为其他氨基酸所取代，突变的 Ubx 蛋白对胸部胚胎附肢的发育产生强烈的抑制功能，从而促成了一次重大形态转变。这是由多足的甲壳纲进化到六足昆虫过程中所发生的形态转变之一。

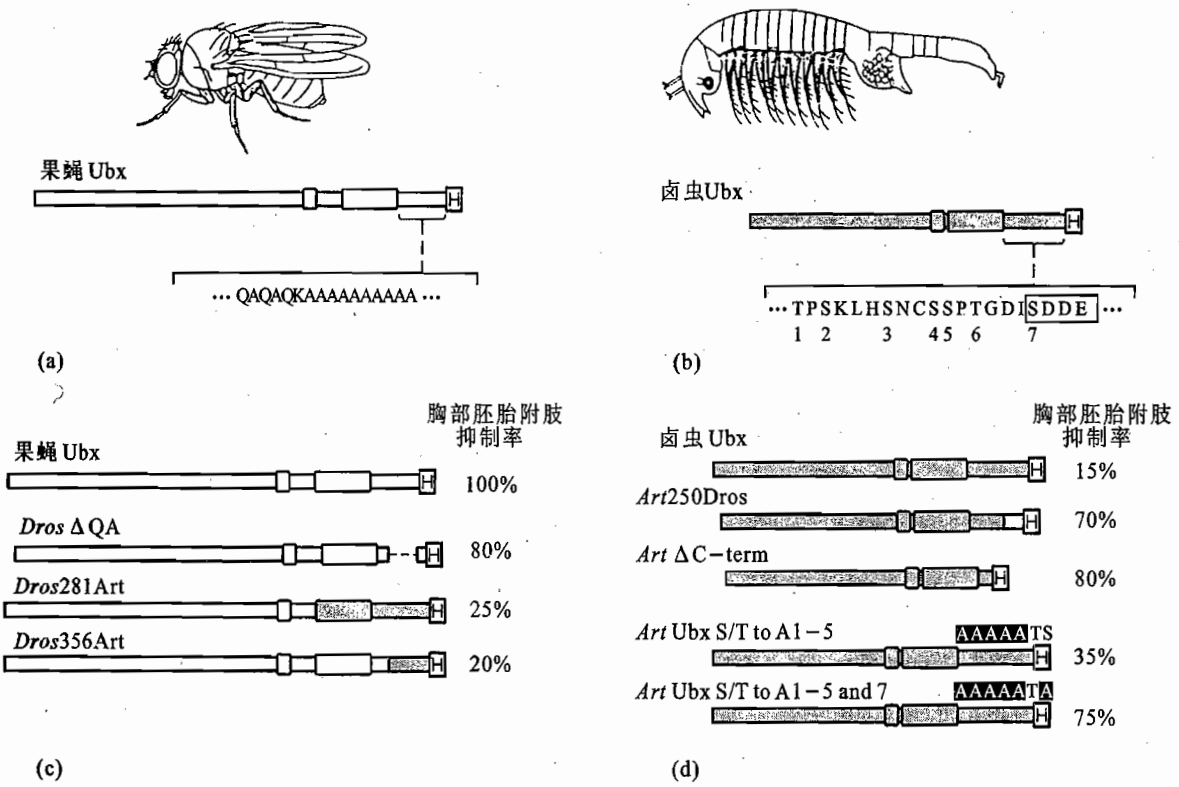


图 27.11 果蝇和卤虫 Ubx 蛋白作用的比较 （a）果蝇及其 Ubx 图解。H：血细胞凝集素（抗原）标识。在果蝇 Ubx 的 C 末端包括一个主要由谷氨酰胺（Q）和丙氨酸（A）组成的共 16 个氨基酸残基的基元（QA 基元）。（b）卤虫及其 Ubx 图解。在其 C 末端有 7 个丝氨酸（S）或苏氨酸（T）残基。（c）在转基因果蝇试验中果蝇 Ubx 及其变异体的功能。（d）在转基因果蝇试验中卤虫 Ubx 及其变异体的功能。其中有的为杂交蛋白，如 *Art*250Dros 即卤虫 Ubx 前 250 个氨基酸序列取代了果蝇 Ubx 相类似的区域；有的蛋白被切去部分氨基酸残基，如 *Dros*ΔQA 即果蝇 Ubx 切除掉 C 末端的 QA 基元；有的是某些氨基酸残基被置换，如 *Art*Ubx S/T to A1-5 即卤虫 Ubx C 末端的前 5 个丝氨酸或苏氨酸被置换成丙氨酸（A）（引自 Ronshaugen 等，2002）

进化生物学家将生物进化史上可能出现的大的表型改变,称为大突变(macromutation),调控发育的基因的突变可能是大突变的遗传机制之一。在基因调控下,在个体发育过程中,特定的器官、性状能准确地在特定的位置和特定的时间表达出来。然而,它也会发生突变。器官表达的位置可以发生变化,我们已经在第22章中讨论过了果蝇器官的异位表达(图22.13、图22.14),这些基因的突变还有可能使某些性状被抑制(图27.10)。器官和性状表达的时间也可能发生变化,所谓进化中的发育差时(heterochrony)指的是发育的时间和速率发生了变化。例如,一种名叫美西螈(axolotl)的蝾螈,当身体的许多部分还是幼体状态时(如有外鳃),性器官及其功能已经成熟,能够进行生殖,外鳃等幼态器官也被保留下来(图27.12)。如此种种现象说明,由于调控发育的基因发生突变能改变生物体的图式形成,因而常常导致大的表型变化。

图27.12 美西螈 它的性器官已经成熟,能进行生殖时,身体其他部分仍保持幼态(引自 Campbell 等,2000)

基因的突变率是极低的,产生有利突变的概率更低。和结构基因的突变一样,发育基因突变产生的表型变异,常常没有什么正面作用,甚至是有害的。例如,果蝇触角足突变体的异常肢体没有什么适应意义。图22.12所示 bicoid 基因突变体的畸形胚胎,突变对它则是致死的。但是在极少的情况,也可能产生出一个"有希望的怪物"(hopeful monster),具有某种适应价值,为自然选择所保留,从而在进化上跨出较大的一步。尽管出现有利突变的概率非常低,但在数以十万、百万和亿年计的大的时间尺度里,仍然可以成为进化的重要因素。上述从多附肢的甲壳纲到六足的昆虫,Ubx 蛋白 C 末端氨基酸的变化,就是在进化史上实际发生并被保留下来的调控发育的基因的突变。我们有理由相信,随着分子生物学、发育生物学、遗传学的发展及其相互渗透,进化机制的研究将会得到重大突破。

27.3 生物的系统发生

27.3.1 进化论赋予分类学新的目标

通常意义的分类学(taxonomy)是一门对生物进行识别、鉴定、描述、命名和归类的专门学科。分类学的任务有两个:第一是物种的识别、鉴定、描述与命名。第二是归类和建立分类系统,即给每一个被鉴定的物种在分类系统中安排一个合适的位置。

达尔文以前的分类学以物种不变论为指导思想,生物分类同图书分类编目、商品归类之间没有什么本质上的不同。林奈的逐级归类系统并不是为了揭示物种间的进化关系,而是为了便于识别、记录和整理自然界形形色色的物种。

进化论给分类学带来了新思想,分类的目标也随之发生了改变。在林奈那里,物种是由上帝分别创造出来的。一个分类群的共同特征反映了上帝造物的原始设计。从进化论看问题,同一分类群的物种具有某些共同特征是由于它们来自共同祖先。这些物种之间存在着或近或远的亲缘关系和历史的联系。分类学要做的不是简单的归类和建立一个人为的便于检索的系统,而是要通过分类追溯系统发生(phylogenesis),推断进化的系谱。

在进化理论的指导下,分类学突破了传统的范畴,演变出一个新的学科——系统学(systematics)。系统学的任务在于比较研究生物所有可用于分类的特征,包括比较解剖学、比较胚胎学、分子生物学以及化石记录等方面的材料,建立可以反映生物类群进化史的分类系统。分类学和系统学相互交叉,相互重叠,彼此之间有着不解之缘。

27.3.2 系统发生系统是如何构建的

传统的分类学以建立易于识别和检索的分类系统为目的,采用表型分类(phenetic classification)方法。这个方法根据表型特征识别和区分物种,并按照表征相似和相异的程度逐级归类,建立易于检索的分类系

统。在这里,任何特征原则上都可以作为分类依据,而不必对这些特征加以分析,给以区别对待。作为表型分类的一个代表数值分类学(numerical taxonomy),主张将表型特征数值化,进行统计学处理,力求比较客观地、定量地反映分类对象之间的表型相似性和表型距离。

现在许多仍在使用的分类系统是用表型分类方法建立起来的。这些分类系统对于人们鉴定和检索物种是有用的,也为人们探究系统发生提供了一份基础性材料。然而,仅仅有表型分类方法是不够的。为此,进化生物学家建立了系统发生分类或称系谱分类(phylogenetic classification)方法。系统发生分类的代表是支序分类学(cladistics),它主张以进化中的分支作为识别和区分分类单元的标准和确定各分类单元系谱关系的依据。支序分类学的出现是分类学中的一次革命。

支序分类在如何对待用于分类的特征方面和表型分类有所不同。对于表型分类来说,用于分类的表型特征原则上是等价的,即对所有特征在分类上一视同仁。它不特别强调某些特征的分类学意义。支序分类则认为,可以比较的特征几乎是无限多的,但其分类意义并不相同。因此,对分类特征必须进行分析,有所区别,有所选择。根据支序分类原则,首先要区分物种之间两种不同的相似性。一种是同源的相似性(homologies similarity),即来自共同祖先的相似特性,它们之间具有统一的结构模式,如脊椎动物前肢骨骼的相似性(参见图 25.3)。另一种是同功的相似性(analogies similarity),即不同物种的相似特征是各自独立进化的结果,如鸟的翅膀和昆虫的翅膀,功能相同,它们都是飞翔的器官,但结构完全不同,它们不是来自共同的祖先。同功的相似性没有揭示系谱关系,不宜作为推断系谱关系的依据。

支序分类学主张,新种是以分支的方式从既存的物种中产生的,在新种形成过程中,伴随着基因库遗传结构的变化,必然会产生性状分歧,使新种具有了某些它的祖先物种所没有的新衍生出来的性状特征。经过多次分支,从一个祖先物种传代产生若干个物种,组成一个进化支(clade)。每一个进化支的物种来自一个共同祖先,具有一个共同的分支点,并具有某些共同的衍生的性状特征。我们将一个物种或者一个进化支分支出来时产生的新的性状特征称为衍征(apomorphy),将祖先物种原有的并与之相对应的性状特征称为祖征(plesiomorphy),仅仅为一个物种所具有的衍征称为独征(autapomorphy),为两个或多个物种所共有的衍征为共衍征(synamorphy)。衍征的出现代表着一个新的分支点的产生。根据这些观点,支序分类学建立起一套支序分析(cladistic analysis)方法,用以构建种系发生系统。我们以人、黑猩猩、猕猴、狒狒和叶猴等五种灵长类动物作为对象来介绍支序分析方法。

这五个物种同属灵长目、类人猿亚目、狭鼻猴次目。它们有两个共衍征;它们的外鼻进一步简化,两个鼻孔之间只有一个很窄的鼻中隔。它们的牙齿比其他的类人猿少一个前磨牙。它们是一个很自然的进化支。我们现在的任务是分析在这一个大的进化支内是如何进一步分支的。

对这五个物种进行支序分析的第一步是列出它们之间互有差异的性状。只要是解剖学上的、行为上的、分子结构上的、化石记录上的比较可靠的材料都可以使用。这里,为了简单明了的说明问题,仅仅使用了 5 个容易观察到的解剖性状。

在表 27-2 中所列的每个性状,正好都各有两种状态。例如"尾"这个性状,有"有"和"无"两种状态。下一步要确定哪种状态是祖征,哪种状态是衍征。在支序分析中,常常用参照外群(outgroup)的办法做到这一点。所谓外群是分类对象以外,但与分类对象有一定亲缘关系的物种。在这里,我们选狐猴作为外群。这种灵长类动物不属于类人猿亚目而属于原猴目。原猴的化石出现时间比类人猿早。狐猴是有尾的,因此确定这五种分类对象较远的共同祖先是有尾的,有尾是祖征,无尾是衍征。

表 27-2 五种灵长类动物的支序分析(引自 Jolly,1995)

性状	人	黑猩猩	狒狒	猕猴	叶猴	祖先状态
❶ 尾	缺	缺	有	有	有	有
❷ 下磨牙齿尖	5	5	4	4	4	5
❸ 胸廓形状	宽	宽	窄深	窄深	窄深	窄深
❹ 颊囊	缺	缺	有	有	缺	缺
❺ 骨盆	短宽	长窄	长窄	长窄	长窄	长窄

第三步是寻找哪几个物种具有共衍征。狒狒、猕猴、叶猴有一个共衍征:下面的磨牙的齿尖是 4 个而不是 5 个。这个共衍征把它们连接起来形成一个进化支,而把它们同人与黑猩猩分开。这表明狒狒、猕猴、叶猴有一个共同分支点,代表它们的共同祖先。再看

人和黑猩猩,它们有两个共衍征:无尾和有宽的胸廓。人和黑猩猩也因此连接成一个进化支。现在,我们将五个分类对象分成两个进化支,一支是狒狒、猕猴和叶猴,一支是人和黑猩猩。在狒狒—猕猴—叶猴进化支中,狒狒和猕猴有一个共衍征:有颊囊,又彼此连接或一个小的进化支,并同叶猴分开。在人—黑猩猩进化支中,骨盆短而宽是人的独征,它把人和黑猩猩分开。根据以上分析我们就可以绘制出这5种分析对象的支序图(cladogram)(图27.13)。用支序分析的方法推断的支序图,或称系统树(phylogenetic tree),是有方向的。这是因为参照外群可以确定祖征在前,衍征在后;共衍征在前,独征在后。因此,支序图不仅能够反映物种在种系发生中的亲缘关系,而且能够反映它们在时间上的相互关系。

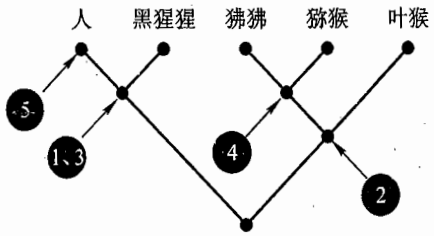
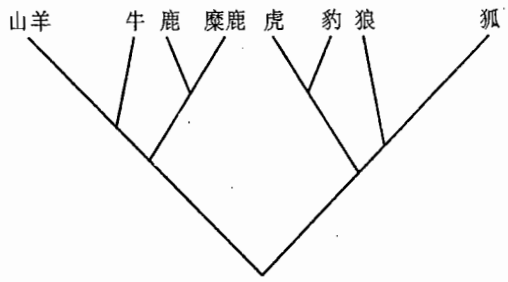


图27.13 五种灵长类动物的分支图 图中分支点上所注数字即为表27-2中所列性状序号(引自Jolly,1995)

在大多数情况下,表型分类与系统发生分类能给出同样的或非常近似的结果。如图27.14所示,用两种分类原则对8种动物进行分析和分类得到了相同的结果。但是在某种情况下,两种分类方法也可能给出不同的结果,例如,以龟、鳖、蛇、蜥蜴、鳄鱼、恐龙和鸟类作为分析对象,两种分类原则得到的结果就是不同的。用系统发生分类方法时,分析的特征是有方向性的,据此可推断出分析对象从共同祖先逐渐分支出来的顺序。最早的分支发生在龟、鳖与其他各类之间,然后是蛇和蜥蜴先后分支出来,而恐龙、鳄鱼与鸟类在最后才陆续分支出来。鸟类与恐龙、鳄鱼的亲缘关系最近,它们有最近的共同祖先。但是按表型分类分析,鸟类因其特化的体型、飞翔器官、有羽毛及恒定体温而与恐龙、鳄鱼、蛇、蜥蜴、龟、鳖差别很大。恐龙和鳄鱼不是更接近鸟类,而是更接近蜥蜴和蛇(图27.15)。系统发生分析的结果比表型分析更好地反映了系统发生过程。但也提出一个问题,鸟类到底是相对于爬行类的独立一类,还是和鳄鱼以及已灭绝的恐龙构成爬行类中的一小群?



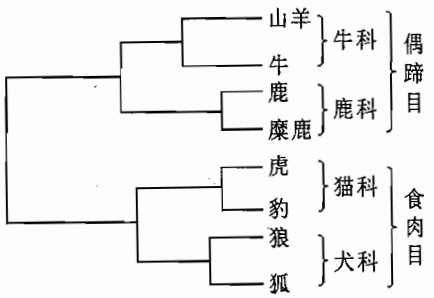
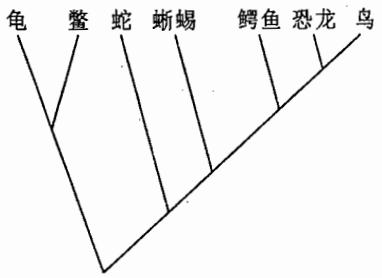


图27.14 系谱分类和表型分类可以得出相似的结果



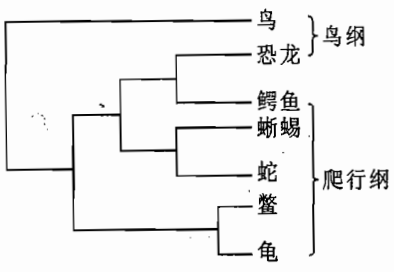


图27.15 系谱分类与表型分类不完全相符

对这个问题有两种不同的主张。分支分类学主张,构建系统树所依据的是系统发生的分支顺序,除此

之外，不需要考虑表型分歧程度等因素。而经典的进化分类学主张在构建系统树时不仅要考虑分支顺序而且要考虑表型分歧的程度。在分支分类学家看来，鸟是恐龙的一支。经典的进化分类学则认为鸟类因适应于飞翔，在体型、前肢构造、皮肤附属物等方面发生了很大变化。从恐龙到鸟类，表型适应进化的速率很快。鸟类和恐龙、鳄鱼虽然有较近的共同祖先，但在某些表型特征上已经相距甚远，在分类系统中应把它排除在爬行类之外，成为和爬行类并列的一类。

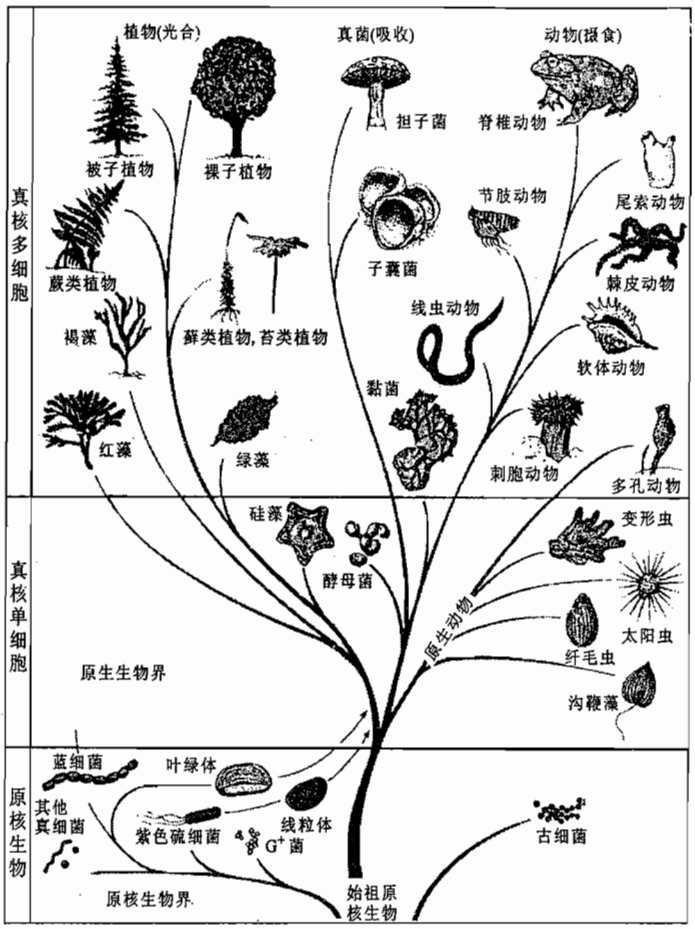
思考题

1. 20 世纪 50 年代分子生物学的兴起对宏进化和生物系统发育的研究产生了何种影响？
2. 印度的动物、植物和邻近的南亚地区动物、植物有很大不同。试从地球板块移动方面作出解释。
3. 假如你用 DNA-DNA 杂交方法来验证图 25.2 所示加拉帕戈斯地雀的系统树，你预测哪一种杂交 DNA 将会在最低的温度下分开。为什么？
4. 已经测出一块火山岩含有 0.99g Ar 和 3g 放射性 ^{40}K。^{40}K 的半衰期为 13 亿年。该岩石是在何时形成的？
5. 根据分支顺序和化石记录，鸟类和鳄鱼的关系较近而同蜥蜴和蛇的关系较远，这个现象为什么会给分类学带来难题？
6. 一方面化石记录往往表现出某种进化趋势、另一方面进化生物学强调生物进化没有预定的方向和目标，这二者是矛盾的吗？

第6篇

生物多样性的进化

28 生命起源及原核和原生生物多样性的进化
29 植物和真菌多样性的进化
30 动物多样性的进化
31 人类的进化

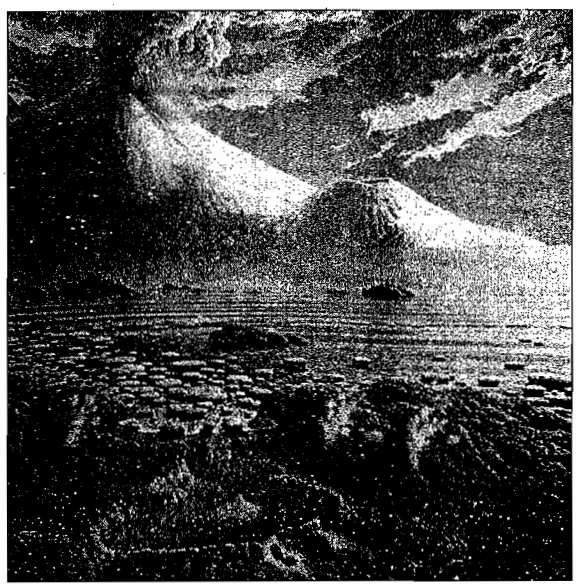


生物系统树

(引自 V. Donald 和 G. V. Judith, 1990)

28 生命起源及原核和原生生物多样性的进化

28.1 生命的起源
28.2 原核生物多样性的进化
28.3 处于生物与非生物之间的病毒
28.4 原生生物多样性的进化



原始生命发生时地球的一般景观(引自 Campbell 等,1996)

地球上最早的生命是从哪里来的？这个问题一直困扰着人们,自古以来就发生过种种争论。19 世纪以来,生命起源(origin of life)成为生命科学探讨的一个重大的理论课题。到了 20 世纪,随着天文学、物理学、地质学、化学和生物学的蓬勃发展,生命起源的研究进入了一个新阶段。

28.1 生命的起源

28.1.1 生命的起源是自然的历史事件

自古以来,就有人认为地球上的一切生命都是由上帝(神)设计和创造的。旧约《创世记》中描述了上帝在一周内创造了宇宙,创造了光、陆地、海洋、各种动物、植物、男人、女人等。从 19 世纪下半叶以来,生物学乃至整个自然科学逐步地而又坚决地摒弃了神(超自然)的作用。

古代还有一种观点,认为生命可以随时从非生命物质直接产生出来。例如,中国古人相信“腐草化为萤,腐肉生蛆”,亚里士多德说的“……有些鱼由淤泥及沙砾发育而成”,等等。这就是所谓“自生论”,又称“自然发生说”,是 19 世纪以前广为流传的一种理论。到了 17 世纪,经过雷迪(F. Redi)等人精确的观察和实验,人们才逐渐相信较大的生物如蝇、鼠、象等是不能自然发生的。但是,由于列文虎克(Antonie van Leeuwenhoek,1632—1723)用自制的显微镜发现了到处都有的小生物,如纤毛虫和细菌等,人们觉得这些小生物是可以自然发生的,其他生物则是从这些小生物进化发展而来的。这种观念一直到 1864 年巴斯德发表了著名的“鹅颈瓶”试验,才被彻底否定(图 28.1)。

巴斯德将营养液(如肉汤)装入带有弯曲细管的瓶中,弯管是开口的,空气可无阻碍地进入瓶中,而空

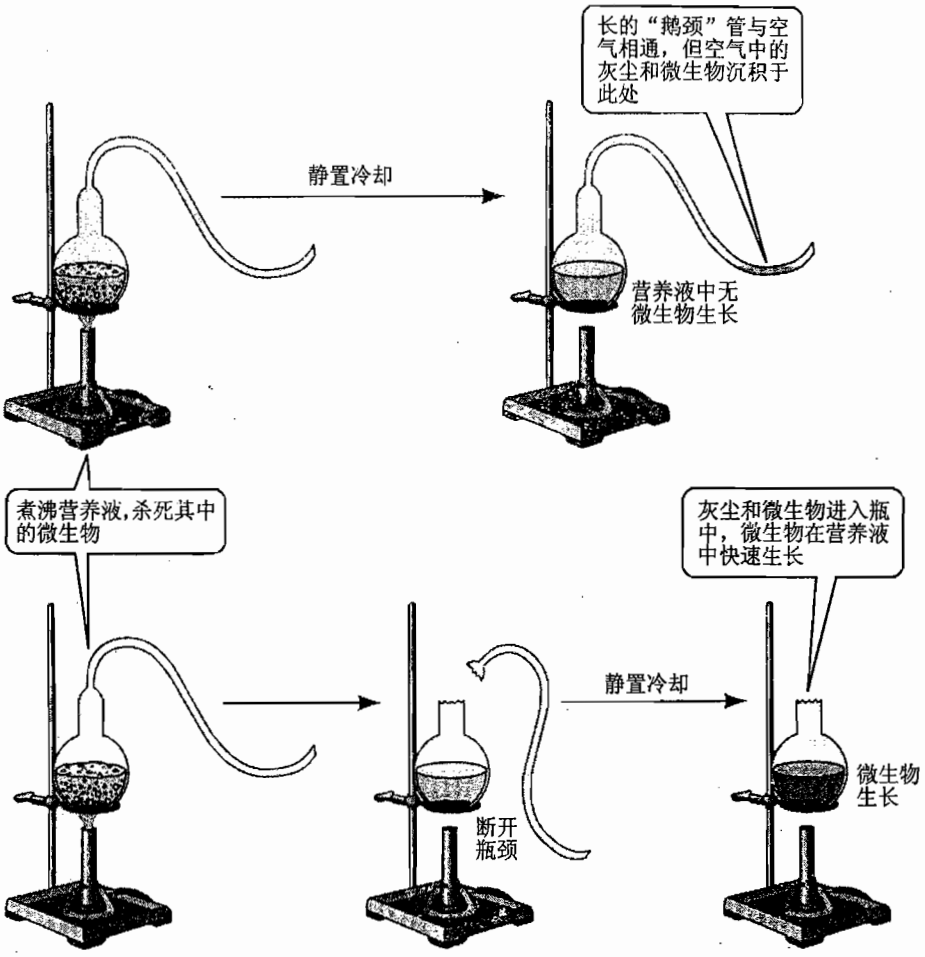


图 28.1 巴斯德的“鹅颈瓶”试验(仿 Purves 等,1998)

气中的微生物则受阻而沉积于弯管底部,不能进入瓶中。巴斯德将瓶中液体煮沸,使液体中的微生物全被杀死,然后静置冷却。结果瓶中不发生微生物,肉汤不腐败变质。如果将曲颈管打断,管外空气不经弯管的沉积处理而直接进入瓶中,不久肉汤中出现微生物。可见微生物不是从营养液中自然发生的,而是来自空气中原已存在的微生物(孢子)。

巴斯德以精确的实验证明,即使最简单的生命也不能在今日的地球上从非生命物质中自发地产生出来。自生论被彻底否定了,因此提出了一个生物学命题:生命来自生命。然而,这个命题有一个不可缺少的限制条件:“在现今的地球上。”在现今的地球上,生命来自生命;也就是说,生命不是在现在的条件下由非生命的物质突然产生的。

1924 年苏联生物化学家奥巴林(А. И. Опарин)主张按物质运动变化的规律来研究生命的起源,认为在地球历史的早期,在原始地球的条件下,无机物可以转变为有机物,有机小分子可以发展为生物大分子和多分子体系,最后出现原始的生命。1928 年英国生物化学家霍尔丹(J. B. S. Haldane)也提出类似的观点。他们都认为地球上的生命是由非生命物质经过长期演化而来的,这一过程被称为化学进化。

28.1.2 生命在地球进化的过程中诞生

生命为什么能在年轻的地球上诞生呢? 因为地球初形成时的环境条件与现在完全不同。

宇宙起源于 200 亿年前的一次大爆炸,银河系起源于 130 亿年前,太阳系和地球的形成约在 45 亿年前。最初形成的地球地表温度逐渐下降,逐步形成外壳。地球内部温度很高,物质分解产生的大量气体,通过频繁的火山活动喷射出地表。大气中缺氧,是还原性的,主要由氢的化合物,如 H_2O、NH_3、CH_4、H_2S 等组成。在原始海洋里积累了许多溶解到雨水中的大气和地壳表层的一些物质,包括最原始的有机化合物(CH_4),原始海洋可能就是原始生命的诞生地。原始生命发生所需的能量,可能是紫外线、闪电、地壳放射

性同位素衰变的辐射能以及火山、温泉散发的热能。这些可溶性的化合物在外界高能作用下，打破原始有机分子间的共价键，合成一系列小分子的有机化合物，如氨基酸、核苷酸、单糖、脂肪酸和卟啉等。这是化学进化的第一阶段，有机小分子的非生物合成。

1952 年美国芝加哥大学研究生米勒(S. L. Miller)在导师尤里(H. C. Urey)指导下，进行了模拟原始大气中雷鸣闪电的实验，获得了 20 种有机化合物，其中有 4 种氨基酸是生物的蛋白质所含有的(图 28.2)。其后，许多学者模拟原始地球的环境条件，使用不同成分的混合气体(如 CH_4、CO、CO_2、NH_3 及 N_2 和 H_2 等)、采用不同的能源(如放电、紫外线和电离辐射、加热等)及选用不同的催化物(重金属、黏土等)，成功地进行了多种非生物有机合成模拟实验，获得了包括生物体中常见的 20 种氨基酸、$C_2 \sim C_{12}$ 的单羧酸、核糖、脱氧核糖、脂肪酸、核苷酸，以及核酸中的碱基，甚至 ATP 等。上述模拟实验，表明地球上生命发生之前可能存在非生物的化学进化过程。更有趣的是从坠落在澳大利亚的陨石和月球样品的热水抽提物中，也都检测出了包括 20 种氨基酸在内的复杂有机物；在太阳系的星际分子中也发现有很多如氨、氰化氢、甲醛、甲酸、甲酮、乙醛、乙醇、苯醌、羧酸、胺、酰胺、碱基等化合物存在。有些学者推测也许生命起源的基础和条件不在宇宙空间，但形成生命的原料也可能来自太空，另外宇宙空间也可能存在生命发生之前的化学进化过程。

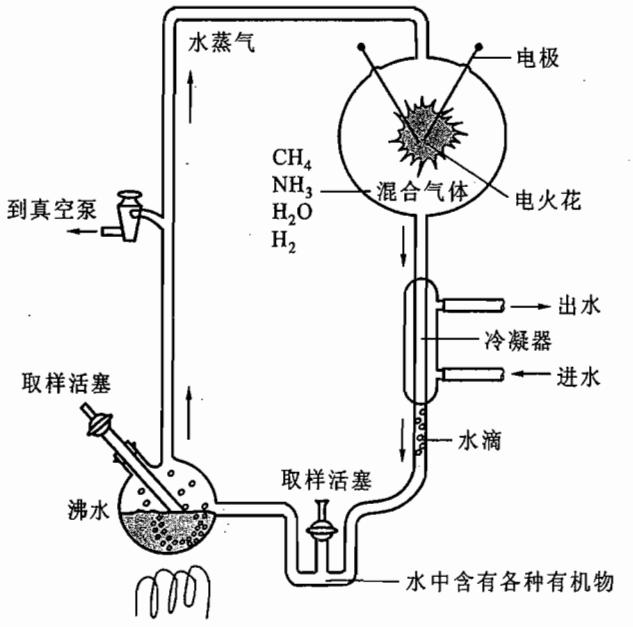


图 28.2 米勒设计的有机小分子的非生物合成模拟实验 在无氧密闭循环装置中，模拟原始海洋生命诞生地的条件(由烧瓶内经过加热产生的热水蒸气通入 CH_4、NH_3、H_2 中形成混合气体)，模拟原始生命发生时所需的能量(管中装上电极连续火花放电，模拟原始天空闪电)，在烧瓶底部收集和分析反应物(仿 Starr, 1991)

生命既然在地球上发生，漫长的历史年代就会遗留下来大量的古生物化石。在非洲南部和澳大利亚西部发现的 35 亿年前叠层石中的球状和丝状的原核生物化石(图 28.3)，就类似于现今的蓝细菌(cyanobacteria，或称蓝藻)。叠层石的存在表明具有光合能力的原核生物诞生于 35 亿年前(地球诞生后大约 10 亿年)。由此推测生命起源可能还要更早些(约 40 亿年前)。

图 28.3 35 亿年前原核生物的化石(引自 Starr,1991)

20 世纪 70 年代末，太平洋东部洋嵴上发现“硫化物烟囱”(水热喷口)的特殊生态系统。在水深 2 000 ~ 3 000m、压力 $265\times10^5 \sim 300\times10^5$Pa 的喷口附近，水温最高达 350℃(图 28.4)。这里不但有各种极端嗜热古细菌(archaeobacteria，古菌)生存，而且喷出的水中有 CH_4、CN^- 等有机分子。有些学者认为这种还原性水热环境(高温、高压、高盐、低 pH、没有阳光和严格厌氧)很接近地球早期化学进化和生命起源的条件，这类极端嗜热古细菌，以化能无机自养方式代谢，可能是最原始的古老生命形式。

28.1.3 化学进化的第二阶段——生物大分子的非生物合成

生命的主要物质基础是蛋白质与核酸。化学进化的第二阶段，就必定是生命出现之前的有机小分子的聚合作用。在活细胞中蛋白质与核酸的合成，一定要经过相关酶的催化脱水而使单体连接成链，但浓度低的氨基酸和核苷酸单体不易自发脱水。对于蛋白质和核酸的聚合主要有两种观点：① 陆相起源说 在火山的局部高温地区发生聚合反应合成的生物大分子，经

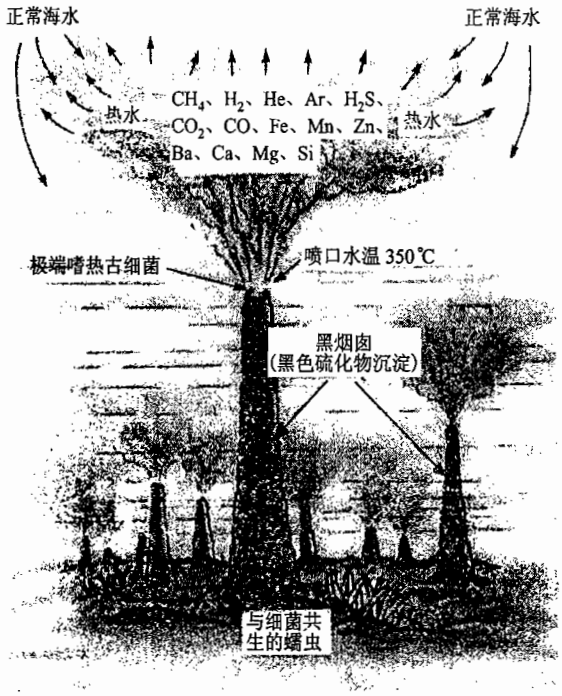


图 28.4 海底洋嵴上的水热喷口 从喷口中喷出高温热水,还原性气体(H_2S、H_2、CH_4)和多种金属。金属硫化物沉淀积聚在喷口附近并堆积成"黑烟囱"。这里生存着极端嗜热古细菌和其他生物。由喷口向外形成的温度梯度和化学梯度以及高温、还原性环境很接近前生命化学进化与生命起源所要求的条件(仿张昀,1998)

雨水冲刷汇集到海洋;② 海相起源说 溶解在原始海洋中的氨基酸与核苷酸经过长期的积累与浓缩,波涛或大雨可将有机单体分子飞溅到新生的岩浆或滚烫的石块上,发生聚合作用。有些学者模拟原始地球形成时的条件,将混合的氨基酸溶液倒入 160 ~ 200℃的热砂粒或热黏土中,溶液中的水蒸气蒸发,氨基酸浓缩,再经 0.5 ~ 3.0 h 后,混合氨基酸形成"类蛋白"(proteinoid);单核苷酸高温加热也可聚合成多聚核苷酸。

28.1.4 核酸-蛋白质等多分子体系的建成

生物大分子还不是原始生命。只有核酸与蛋白质精巧地组成高度有序的独立多分子体系时,方可表现出某些生命现象。这是化学进化的第三阶段。非细胞形态原始生命的诞生有两种学说:

(1) 蛋白质起源说 奥巴林和福克斯(F. Fox)根据实验分别提出了团聚体学说(coacervate theory)和微球体学说(microsphere theory)。奥巴林等将多肽、蛋白质、核酸、多糖、磷脂的溶液摇晃混合后,发现在胶体溶液中的大分子凝聚形成直径约 1 ~ 500μm 的"团聚体小滴"。其外围部分增厚,与四周有明显界限(一种原始的膜形成方式)。"团聚体小滴"具有原始代谢的特性,能从周围介质中吸取不同的物质,使团聚体的体积或总量增大(表现"生长"),到一定程度还"出芽"分出小团聚体(表现"生殖")。福克斯的微球体是类蛋白与核酸加热浓缩形成的直径约 1 ~ 2 μm 胶质小体(图 28.5),相当于细菌大小。表面有双层膜,可以选择性吸收介质中类蛋白而"生长"和"繁殖",微球体也体现了某些生命的特征。

图 28.5 微球体(福克斯实验)
(引自 Campbell 等, 1996)

(2) 核酸起源说 米勒曾提出:"生命和非生命之间最基本的差别是复制"。大多数生物细胞靠 DNA 的自我复制在细胞世代间传递遗传信息,DNA 将遗传信息转录给 RNA,以 RNA 为模板翻译成蛋白质,包括各种酶类。但少数 RNA 病毒靠 RNA 自我复制传递遗传信息;某些 RNA 也可在一定条件下充当酶(核酶,ribozyme)的角色,催化蛋白质合成,还能催化新的 RNA(rRNA、tRNA 和 mRNA)合成;核酶对 RNA 的剪切和短链 RNA 的聚合也有催化作用。由于 RNA 有多重功能,

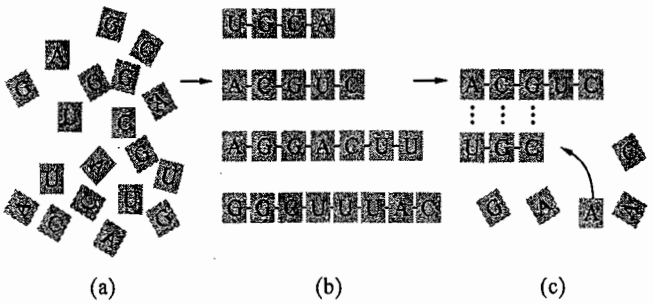


图 28.6 RNA 的自我复制 (a) 核苷酸单体。(b) 短链 RNA 分子(第一个基因)。(c) 正在与原始 RNA 分子互补配对的新合成的 RNA 分子(RNA 基因的自我复制)(仿 Campbell, 1996)

现在多数学者认为地球上出现的第一批基因和酶,不是DNA和具催化功能的蛋白质,而是在非生物世界中能开始自我复制的短链RNA。实验也证实核苷酸单体在黏土表面可形成短链RNA分子,新合成的RNA分子还可与原始RNA分子互补配对。人们推测某些混合的核苷酸单体,可自发结合成短链RNA,短链RNA作为第一基因,又以自身编码的信息为模板,依靠RNA的催化功能进行自我复制(图28.6)。这种以RNA同时作为第一个基因和唯一具有催化功能的分子的学说,被称为"RNA世界假说"(RNA world theory)。

28.1.5 原始细胞的起源

上述能自我复制的RNA和蛋白质分子,还不能成为原始的细胞。这种有复杂结构的核酸和蛋白质首先必须成为相互依赖、相互调控的多分子体系,方能成为有生命的细胞;另外,这种多分子体系表面必须有与外界介质分开的膜,才可成为独立的稳定体系,选择性地从外界吸收所需分子和防止有害分子进入。人们认为RNA基因组出现后,可存在与现在不同的没有mRNA和tRNA参与的原始模式的RNA基因转录和翻译系统,它们利用原始海洋中的氨基酸合成出第一批蛋白质(或多肽)。这些蛋白质比RNA的酶活性更高,在进化中第二代酶(蛋白质酶)便取代了RNA酶,帮助RNA复制。该种核酸与多肽分子之间相互调控作用,可能普遍存在于前细胞中(图28.7a)。早期地球上在这些类似于细胞的实体内,可能存在着由膜包围的RNA多肽(图28.7b)。这个阶段是化学进化的第四阶段。

以上4个阶段都是化学进化的过程。应该认为它们都是有一定根据的假说。如果早期的地球上确实存在过这种"前细胞",它们就可能被自然选择所精制,即进入达尔文进化,而逐渐形成真正的细胞。这种前细胞即使与最简单的原核细胞相比,也还是相距遥远的。通过自然选择,这类前细胞会越来越像细胞。但究竟什么时候才成为真正的细胞,现在还不能定论。细胞起源仍是一个有待解决的问题。我们确实知道的是,至少35亿年前,原核生物已经占领了地球,而今天所有的生物,都源于古老的原核生物。

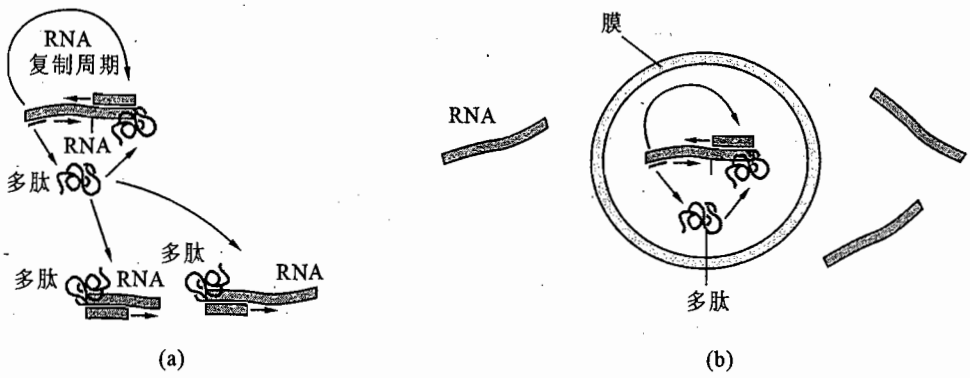


图28.7 核酸与多肽分子间相互调控作用模式图 (a)没有膜包裹的大分子协调作用。RNA复制周期转录出第一批多肽,多肽作为原始的酶帮助RNA复制。(b)由膜包裹的"前细胞"中大分子协调作用。在"前细胞"中多肽作为原始的酶帮助RNA复制(改绘自Campbell等,1996)

28.2 原核生物多样性的进化

28.2.1 地球上独领风骚十几亿年的原核生物

最早发现的化石表明原核生物(早期细菌)繁衍于35亿年前,发现于加拿大冈弗林特(Gunflint)燧石层中的球状微生物是最早的真核单细胞生物化石(大约17亿年前),这表明没有真核生物前,原核生物就已在地球上独领风骚18亿年了。现已查明多细胞动物和植物的化石出现于大约6亿年前,也就是说,太古宙和元古宙的时期是原核生物的世界,原核生物占优势的时期长达十几亿年(图28.8)。

现今原核生物(prokaryotes)与细菌(bacteria)几乎就是同义词。细菌又分两个域(domain):真细菌(eubacteria)和古细菌(archaea,最初称archaebacteria)。真细菌包括细菌、蓝细菌、放线菌(actinomycetes)、螺旋体(spirochaete)、衣原体(chlamydia)、立克次氏体(rickettsia)和无细胞壁的支原体(mycoplasma)等。病

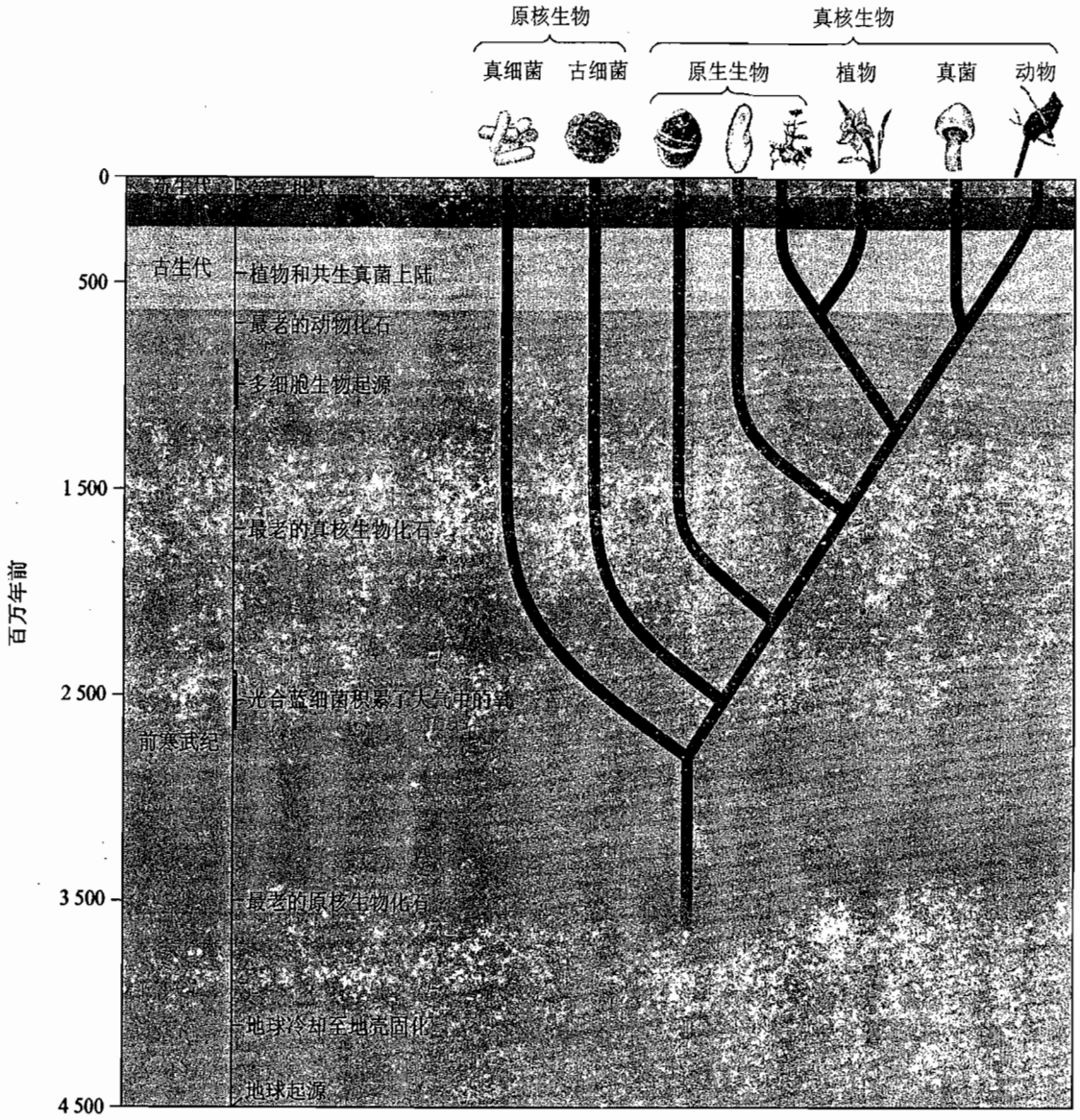
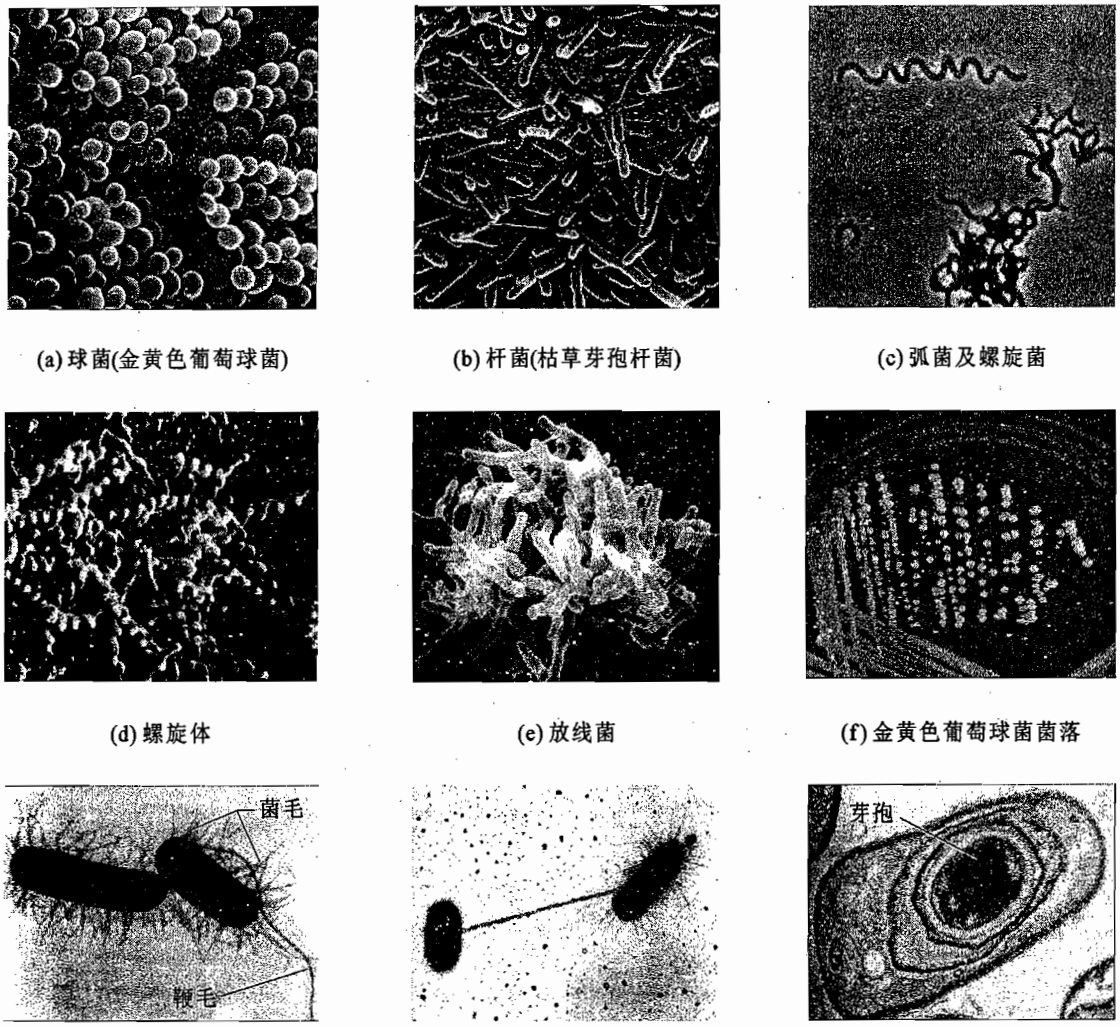


图 28.8 生命史中的主要阶段 地球的诞生约在 45 亿年前,其后几亿年地壳开始凝固。约在 37 亿年前地球上出现了最早的生物。约 25 亿年前,进行光合作用的蓝细菌释放氧气,逐步改变了地球的大气。约在 17 亿年前,真核生物的诞生带来了地球上生物多样性爆发式的发展(引自坎贝尔等,2006)

毒、细菌、真核生物中的真菌、原生生物等构成微生物(microorganism)世界。微生物并非分类学上的名称,常常指个体微小、结构简单、进化地位低的微小生物。绝大多数细菌直径约 1 ~ 10 μm,约为真核生物细胞的 1/10。细菌多为单细胞,有球状、杆状或螺旋状 3 种基本形态,分别称为:球菌(cocci)如聚集成串的金黄色葡萄球菌(*Staphylococcus aureus*),杆菌(bacilli)如枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)和螺旋菌(spirillar bacteria)(图 28.9a, b, c)。螺旋菌中类似逗号者称弧菌(vibrio),如霍乱弧菌(*Vibrio cholerae*);类似开塞钻头、有少于 6 个的螺旋圈、菌体僵硬、以鞭毛运动的称螺菌(spirillum),如引起严重胃溃疡的幽门螺杆菌(*Helicobacter pylori*)。类似电话线或拉长的弹簧,盘绕,细胞柔软易弯曲,以轴丝收缩而运动的真细菌称螺旋体(spirochaete),如引起梅毒(syphilis)的密螺旋体属(*Treponema*)成员(图 28.9d)。真细菌类群中唯一的单细胞、呈分支的丝状体是放线菌,在土壤中分布最广泛,主要以孢子繁殖。其中最著名的是产生抗生素(antibiotic)的链霉菌属(*Streptomyces*)(图 28.9e)。原核生物个体微小,必须借助光学显微镜或电子显微镜才能看清其形态和结构,但在温暖潮湿的有机质或固体培养基上,也会看到由单个或少数细胞生长和繁殖



(a)球菌(金黄色葡萄球菌) (b)杆菌(枯草芽孢杆菌) (c)弧菌及螺旋菌

(d)螺旋体 (e)放线菌 (f)金黄色葡萄球菌菌落

(g)细菌鞭毛、菌毛 (h)细菌性菌毛 (i)细菌芽孢

图 28.9 细菌的形态与结构(c. e. h 引自 Prescott. 等, 2005;a. b. d. g. i 引自 Campbell 等, 1996; f 引自 Campbell 等, 1997)

而成的集群,称为菌落(colony,图 28.9f)。一个菌落就有几百万个细菌的细胞。在长期进化过程中某些细菌还形成了一些特殊结构——鞭毛(flagellum)、芽孢(spore,endospore)和荚膜(capsule),这些结构有助于细菌在各种环境中生活。细菌的鞭毛固定在原生质膜和细胞壁上,借助鞭毛旋转推动菌体前进,移向营养物或逃避有害刺激(图 28.9g);菌体表面有比鞭毛短、直、数目多的菌毛(pilus,图 28.9g),帮助细菌黏附在人和动物的肠中或流水石头的表面。而执行"交配"功能的菌毛称为性菌毛(sex pili,图 28.9h),可将 2 个细菌拉在一起进行遗传物质传递。细菌中有几个属在生活史的一定阶段产生特殊结构的休眠体,称芽孢(图 28.9i)。芽孢壁厚,有抗干燥、抗热、抗辐射、抗化学药物等特性,使细菌能在恶劣环境下存活,某些芽孢甚至可保持休眠状态几个世纪。一些细菌的细胞壁外有由多糖或蛋白质构成的荚膜,帮助细菌附着和抵抗白细胞吞噬。如被恐怖分子用为细菌武器的炭疽芽孢杆菌(*Bacillus anthraeis*)的芽孢,侵入机体后萌发繁殖,由于炭疽芽孢杆菌有荚膜,可抵抗巨噬细胞吞噬,在血液中释放 3 种外毒素,可造成患者代谢紊乱而休克致死。

28.2.2 原核生物进化的两个主要分支——古细菌和真细菌

某些生物大分子是进化的时钟,可以显示生物进化的变化。这是因为两个种的同源大分子的核苷酸或氨基酸序列之间的差别可以显示两个种之间的进化差别。

核糖体 RNAs 是古老的分子，它的功能稳定，分布广泛，而且具有适当的保守性。两个生物之间 rRNA 序列的相似程度可以说明两个生物之间的进化关系。

核糖体共有三种 rRNA 分子，在原核生物中分别是 5S，16S 和 23S。16S rRNA（大约相当于 1500 个核苷酸）和 23SrRNA（大约相当于 2900 个核苷酸）都分别含有几个高度保守序列区，另外还含有大量的序列变化，这些分子可以作为重要的生物系统发育的时钟。5S rRNA 的分子小，大约为 120 个核苷酸，信息量较小。在实验中，16S rRNA 比 23S rRNA 更易操作，因此 16S rRNA 被用来研究原核生物的系统发育，在真核生物系统发育的研究中则是用与之相对应的 18S rRNA。

20 世纪 70 年代伍斯（C. R. Woese）等人对近 400 种原核生物（细菌）中的 16S rRNA 和真核生物中的 18S rRNA 序列比较其同源水平后，发现了极为有趣的现象。细菌中截然分成了两大类，一类称为真细菌，序列是 AAACU C AAA；另一类称为古细菌，序列是 AAACU U AAA G。而且古细菌 16S rRNA 的这段短序列与真核生物 18S rRNA 中的短序列一致。1977 年由伍斯和福克斯（George Fox）提出了生命三域分类学说（三原界学说，Urkingdom hypothesis）。即生命是由古细菌域（Archaea）、真细菌域（Bacteria）和真核生物域（Eucarya）所构成。在生物进化过程的早期，存在一类各生物的共同祖先，由它分出三条进化路线。最初先分成两支，一支为真细菌域（真细菌原界，发展为今天的真细菌）；另一支是古细菌域-真核生物域，它在进化过程进一步分为古细菌域（古细菌原界，发展为今天的古细菌）和真核生物域（真核生物原界，发展为今天的真核生物）。即将自然界的整个生物重新划归为三大域（三原界），真核生物域、真细菌域和古细菌域，域被定义为高于界的分类单位。图 28.10 为生物三大域（三原界）系统树示意图。由图中看出，古细菌与真核生物间的关系比与真细菌间的关系更密切。古细菌分支点离根部最近及分支距离最短，表明古细菌是最原始的一个类群，进化变化最少。真核生物离共同祖先最远，为进化程度最高的生物种类。

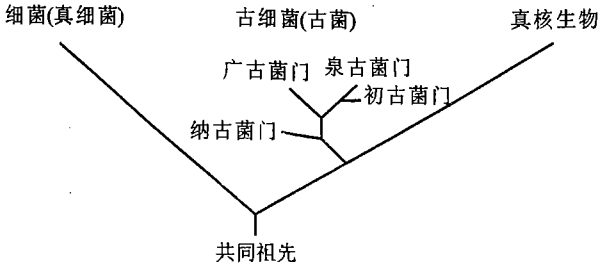


图 28.10 三域系统树示意图

28.2.3 真细菌多样性的进化

真细菌的多样性不仅包括上述的遗传多样性、物种多样性，由于进化的原因，其营养和代谢类型的多样性更为突出。根据碳的来源、能量来源及电子供体性质的不同，可分为 4 种营养类型：以 CO_2 为唯一或主要碳来源、以光为能源的称为光能自养型（photoautotroph）；以 CO_2 为主要碳来源、自无机物氧化获得能量的称为化能自养型（chemoautotroph）；而能源来自日光、碳来源于有机物的称为光能异养型（photoheterotroph）；大多数微生物只能依靠有机物氧化获得能源和碳源，均为化能异养型（chemoheterotroph）（表 28-1）。根据微生物生长对氧的需求，又分为需氧菌（有 O_2 才能生长）、厌氧菌（有 O_2 不能生长）、兼性厌氧菌（不需 O_2，有 O_2 生长更好）、微需氧菌（低浓度 O_2 生长最好）和耐氧菌（不需 O_2，有 O_2 无毒害）5 大类。

表 28-1 微生物的营养类型

营养类型	基本碳源	能源	举例
光能自养型	CO_2 和非—C═C—键化合物	日光	非放氧型光合作用：紫硫细菌、绿硫细菌 放氧型光合作用：蓝细菌
化能自养型	CO_2 和非—C═C—键化合物	无机物*	硝化细菌、硫化细菌、铁细菌、氢细菌、产甲烷菌等
光能异养型	CO_2 及简单有机物	日光	红螺菌
化能异养型	有机物	有机物	绝大多数细菌和全部真核微生物

* NH_4^+、NO_2^-、S、H_2S、H_2、Fe^{2+} 等。

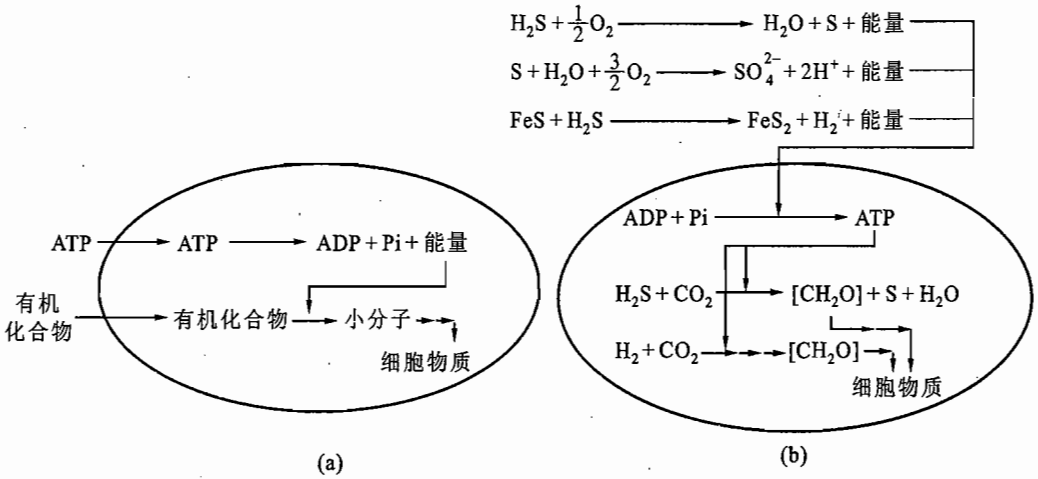


图 28.11 早期化能异养型能量转移(a)和早期化能自养型能量转移(b)

当原始生命(第一个原核细胞)在地球上出现时,原始海洋和大气缺氧,最早的原核生物可能是厌氧和化能异养类型,它们的酶系统和代谢类型简单,从原始海洋中直接吸收有机分子包括 ATP(图 28.11a),或对原始海洋中丰富的有机质发酵获取能量,如原始脱硫弧菌类、原始梭菌类。厌氧化能异养型原核生物的发展,引起原始海洋中的有机质逐步耗尽,于是 ATP 不足,生物遇到了第一次能量危机,这就推动了细胞中酶合成能力的进化,出现了厌氧化能自养型,接着是光能自养型原核生物,如原始产甲烷菌和原始红螺菌。原始产甲烷菌依靠发酵或氧化硫或铁化合物生成黄铁矿和 H_2 分子,H_2 形成电子和质子,质子穿膜建立质子驱动力合成 ATP(图 28.11b);嗜热古菌将硫化物(如 H_2S)或元素硫氧化成硫酸,并从中获得能量;原始红螺菌在厌氧条件下利用光能及同化简单有机物获得能量。这些生物以 CO_2 为碳的来源,利用大气中的 H_2 或从 H_2S 光解得到的 H^+,使 CO_2 还原成细胞物质。在光能异养型的原始红螺菌细胞中,已发现有含镁的卟啉和菌绿素,可进行原初光化学反应。一旦原核细胞进化到出现叶绿素分子,便由 H_2O 光解代替 H_2S 光解,产生 H^+还原 CO_2,同时释放 O_2,这样,放氧型的光能自养型原始蓝细菌就诞生了。

自养的蓝细菌是生产者,异养型的细菌是分解者,构成了生物合成和分解的统一生态系统,于是完成了早期进化的一次巨大飞跃。元古宙长达 10 多亿年的时间,称为“蓝细菌时代”,蓝细菌通过光合作用释放大量的 O_2,改变了地球面貌。由于 O_2 的存在,给原始的厌氧生物的生存带来新的威胁,因为需氧呼吸类型的产能效率远远超过无氧呼吸和发酵类型。原核生物开始改变代谢类型,从厌氧发展为需氧;原核生物也便从原始深海洋或火山岩的无氧环境移向地表或海洋表层的有氧环境,为一切需氧生物的起源和发展开辟了广阔的前景。同时只有 O_2 的存在,才为动物、植物起源创造了条件,使生物界日益繁盛。蓝细菌的这一特性在生物进化史中起着极其重要的作用。蓝细菌至今仍广泛分布于全球各地。2007 年 5、6 月我国太湖由于水体富营养化,引发蓝藻(蓝细菌)大爆发,污染湖水,造成无锡市的供水危机。

28.2.4 古细菌多样性的进化

根据 16S rRNA 序列分析古菌域(古细菌域)可再细分为 4 个亚群:(嗜)泉古菌门(界)(Crenarchaeota,包括硫还原球菌和硫化叶菌等)、广(域)古菌门(界)(Euryarchaeota,包括产甲烷古菌、极端嗜盐菌和极端嗜热嗜酸菌、嗜酸和嗜热的热原体等)和初(生)古菌门(界)(Korarchaeota,如超嗜热古菌),该类菌目前只能用荧光原位杂交技术检测证实其存在,实验室中尚有未被培养的微生物(viable but nonculturable microorganisms,VBNC)。2005 年德国科学家在北冰洋海底发现了一种寄生古菌中的最古老、最简单、最微小的细菌骑火球纳米古生菌(*Nanoarchaeum equitans*),称为“骑火球的超级小矮人”,只有大肠杆菌的 160 分之一(与天花病毒大小相当)、拥有 500 kb(比最小支原体还少 8 万个)。建议分类为纳古菌门(界)(Nanoarchaeota)(图 28.10)。

古细菌所栖息的环境对现代生物都是极其严酷

的。超嗜热古细菌在 90 ℃以下不能生长，细胞分裂时的最高温度为 113 ℃；常在沼泽地、下水道、动物消化管中生活的产甲烷古细菌是严格厌氧菌，利用 H_2 作为 CO_2 的还原剂以合成有机物；在含硫热泉或深海火山口的热流中生活的极端嗜热嗜酸菌，大多数能代谢硫，代谢方式极其原始，以 CO_2 为唯一碳源，通过硫呼吸产生 H^+ 的过程获得能量（图 28.11b）；在含 NaCl 20%～30% 的死海、盐湖、晒盐池等处的极端嗜盐古细菌是严格需氧的化能异养菌。在细胞膜的紫膜中含有紫膜质（细菌视紫红质，bacteriorhodopsin），在无氧和光照下利用光能将 H^+ 泵出膜外，造成膜内外的质子梯度，于是质子动力产生 ATP，这是一种比较原始的光合磷酸化作用。但这类细菌在有氧和黑暗条件下，也可利用细胞膜的电子传递链通过氧化磷酸化产生 ATP。正如我们在前一节中所指出的那样，早期地球高热、高盐、高湿、厌氧、低 pH 和充满还原性的气体，就是一种极端环境，只有克服和适应这种极端环境的生命，才能够生存和繁衍，古细菌便是地球早期的生命形式。微生物对极端环境的适应，也是自然选择的结果，超嗜热古细菌和产甲烷古细菌等各类古细菌通过自然选择，生存繁衍下来，进化成为现代各类古细菌的祖先。

28.2.5 原核生物的重要性

原核生物虽然个体极小，但对地球和人类的影响却极大。

1. 自然界中物质循环的关键

微生物是物质循环中的重要成员，没有微生物的作用，自然界的碳、氮、硫、磷、铁等各类元素及其化合物，就不可能周而复始地被循环利用。微生物在生态系统中也起着极重要的作用，不仅光能自养型和化能自养型细菌是生态系统中的初级生产者，利用光能和无机物的化学能直接由简单物质合成有机物；光能和化能异养型细菌更是有机物的主要分解者，它们将复杂的动物、植物和微生物残体分解为无机化合物，再供养植物，接着植物饲养动物。地球上 90% 以上有机物的矿化都是由细菌和真菌完成的。假如没有细菌的分解作用，维持生命的化学循环将会终止，所有的真核生物将会毁灭。如果自然界的生态平衡不能保持，人类社会也不可能生存发展。

2. 在污水治理中发挥重要作用

水源污染是种类最多、范围最广、危害最大的污染，如生活污水，造纸、发酵、屠宰等工业有机污水，农药、炸药、石油化工、制革、印染及电镀等工业有毒污水等。微生物处理法是污水处理中最有效、最关键和最常用的方法。

3. 工业、农业和医药上的应用广泛

主要是利用微生物菌体、初级代谢及次级代谢产物和微生物的转化机能，如在食品酿造，氨基酸、有机酸及抗生素生产等现代发酵工业上的应用；又如细菌肥料、饲料发酵、生物农药等在农业上的应用，各种生理活性物质和基因工程药物的开发；细菌冶金、二次石油开采、微生物探矿等方面的应用，不胜枚举。

4. 引发人类的多种疾病

多数原核生物（或细菌）不是有害菌，对地球上生活的生物和人类有益，如栖息在我们肠道中的共栖细菌不仅提供重要的维生素，还可抑制有害细菌的生长。但人类有很多疾病是由细菌引起的。细菌性疾病很多，如鼠疫、霍乱、白喉、猩红热、破伤风、结核、伤寒和细菌性肺炎等。细菌产生的毒素有两种类型：一种为外毒素（exotoxin），是细菌分泌到介质中的毒素，为毒性很强的蛋白质，随血液和淋巴进入身体各部位。例如肉毒梭菌（*Clostridium botulinum*）产生的肉毒杆菌毒素（botulin），1 g 就可杀死 100 万人。另一种为内毒素（endotoxin），是革兰氏阴性细菌细胞壁脂多糖中的成分（类脂 A），只在细菌死亡溶解后才释放出来，如伤寒杆菌、结核杆菌、痢疾杆菌等的毒素。不同病菌产生的内毒素症状基本相同，如发热、糖代谢紊乱、微循环障碍及内脏出血，甚至中毒性休克等。许多细菌病，可用疫苗、抗毒素（antitoxin）、抗血清（antisera）预防和治疗，磺胺药和抗生素也可有效控制细菌病。

综上所述，可以看出，地球上所有的生物都依赖于原核生物。古代原核生物曾经处于进化的中心，对环境改变和生物进化二者的影响是其他任何生物都无法比拟的。早期地球被缺氧大气包围，蓝细菌的出现，才使原本无氧的大气逐渐增加了氧的浓度。只有大气中氧的成分达到一定浓度，喜氧真核生物才得以产生。试想大气中若没有游离氧的释放，地球上仍然是厌氧原核生物世界，大多数需氧真核生物不可能进化。若没有原核生物，自然界碳、氮、磷、硫等元素循环也会终止，动物、植物也将会毁灭。所以原核生物在环境和进化两方面都是所有生物的基础。

28.3 处于生物与非生物之间的病毒

28.3.1 病毒的基本性状

1. 大小和形态

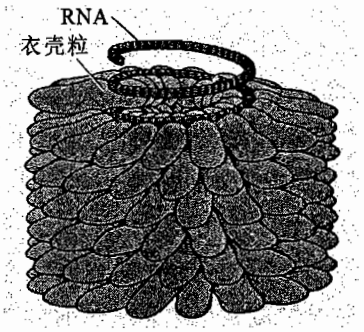
病毒形体极其微小(纳米级),只能用电子显微镜观察,其基本形态为杆状(多为植物病毒)、球状(多为动物病毒)、蝌蚪状(微生物病毒,称为噬菌体 bacteriophage 或 phage),也有砖状(如牛痘 cowpox)和丝状(如 M13 噬菌体)等。

2. 组成与结构

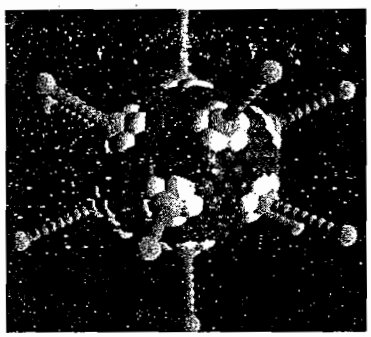
无细胞结构,只有单一类型的核酸(DNA 或 RNA)组成的核心或称髓部(core)或基因组(genome)和外围由蛋白质缠绕组成的衣壳(capsid)两部分构成。髓部与衣壳的复合体称为核壳(nucleocapsid)。病毒的核酸不仅有单链和双链,线状和环状,还有正链和负链之分。病毒衣壳的壳粒(capsomere 或 capsomer)排列是高度对称的:螺旋对称的杆状病毒如烟草花叶病毒(tobacco mosaic virus,TMV,图 28.12a),二十面体对称的球状病毒如腺病毒(adenovirus,图 28.12b),螺旋对称和二十面体对称兼有的复合对称的蝌蚪状病毒如大肠杆菌 T2 噬菌体(图 21.2)。有些病毒在衣壳外还有从活细胞脱离时携带的细胞膜或核膜组分构成的包膜(envelope),有的被膜上还镶嵌许多称为刺突(spike)或包膜粒(peplomer)的突出物,如禽流感病毒(avian influenza virus,图 28.12c)和人类免疫缺陷病毒(HIV)。HIV 是反转录病毒(retrovirus)中的重要一员,其病毒粒子为圆球形,外层有脂质和糖蛋白组成的包膜,包膜上镶嵌着两种糖蛋白组成的刺突 GP120 和 GP41。P18 和 P24 两种蛋白组成两层衣壳,核心内含有 2 条 RNA 和反转录酶(reverse transcriptase)(图 28.12d)。

3. 病毒的增殖

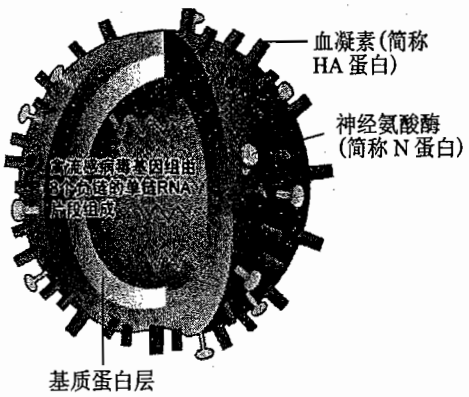
病毒在细胞外,是无生命的、亚显微的大分子颗粒,不能生长和分裂。但它们是能够侵染特定活细胞的遗传因子。一旦进入特定的活细胞,便借助宿主细胞的能源系统、tRNA、核糖体和复制、转录、翻译等生物合成体系,复制病毒的核酸和合成病毒的蛋白质,最



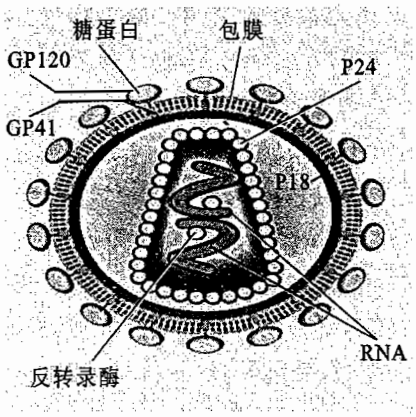
(a) 烟草花叶病毒



(b) 腺病毒



(c) 禽流感病毒 H5N1 结构示意图



(d) HIV 结构示意图

图 28.12 病毒的形态结构(a、b 引自 Prescott 等,1993;c 引自生物网站 Bioclass.cn/QQ:249937286,2005;d 引自 Campbell 等,1996)

后装配成结构完整、具有侵染力的、成熟的病毒粒子(virion)。现以引起艾滋病的 HIV 为例说明病毒增殖(multiplication)过程(图 28.13)。整个过程大致包括 5 个阶段:① 吸附(adsorption)。HIV 进入人体血流与 T4 淋巴细胞上的受体 CD4 糖蛋白结合。② 侵入和脱壳(penetration and encoating)。HIV 经细胞吞食作用脱去衣壳进入细胞质。③ 生物合成(biosynthesis)。以病毒 RNA 为模板,反转录及合成病毒双链 DNA,双链 DNA 转移进细胞核内整合至宿主染色体上成为原病毒(provirus),一旦受感染细胞被激活,原病毒 DNA 立即转录出病毒的 RNA 及合成蛋白质。④ 组装(assembly)。在细胞质中组装成新的病毒粒子。⑤ 释放(release)。以出芽方式从细胞释放。

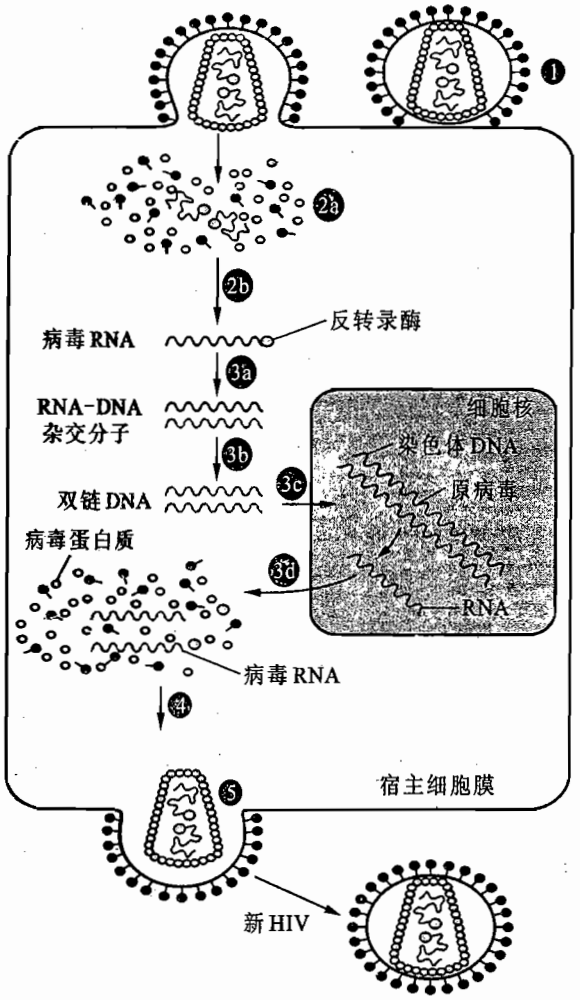


图 28.13 HIV 在宿主细胞的生活周期 ① 吸附。②a 侵入,②b 脱壳。③a 以病毒 RNA 为模板反转录出互补的 DNA 链,形成 RNA-DNA 杂合体。③b 再以杂合体中 DNA 链为模板,合成双链 DNA。③c 双链 DNA 转移进细胞核,整合至宿主染色体上成为原病毒(或称前病毒),感染进入潜伏期。③d 当受感染细胞被激活后,原病毒 DNA 就立即转录成病毒 RNA 及病毒各组分。④ 经组装形成大量新的病毒粒子。⑤ 通过出芽方式从细胞释放,再攻击其他 T4 淋巴细胞(仿自 Campbell,1996)

28.3.2 病毒的种类和病毒病

每类病毒有其特定的宿主范围。根据宿主的不同,可分为脊椎动物(包括人类)病毒(近 1 000 种)、无脊椎动物(包括昆虫)病毒(1 700 种)、植物病毒(6 000 余种)和微生物病毒(噬菌体,近 3 000 种)。

很多人类和动、植物疾病是由病毒引起的,如乙型肝炎、天花、流行性感冒、麻疹、狂犬病、登革热、艾滋病和最近流行的严重急性呼吸综合征(severe acute respiratory syndrome,SARS,即"非典型"肺炎)等。病毒病传染性强,传播广,寻找只杀病毒、不杀宿主细胞的抗病毒药物又较困难,目前只有干扰素等少数药物能对付某些病毒。特别是病毒株变异快(如流感病毒、冠状病毒),病毒 DNA 又可整合到宿主细胞核中,刺激细胞不受控制地增殖而引起肿瘤,为害尤甚。已知 15% 的人类肿瘤是由致癌病毒感染诱发的,如疱疹病毒(herpes virus)、EB 病毒(Ebola virus)。

除病毒外还有比病毒更小、更简单的类病毒(viroid)。类病毒没有蛋白质外壳,只是裸露的 246 ~ 375 个核苷酸组成的单链环状 RNA 分子,为专性寄生植物的病原体。相对分子质量 $0.5\times10^5 \sim 1.2\times10^5$,比最小病毒的 1/80 还小。已发现近 20 种类病毒可引起马铃薯、番茄、黄瓜、柑橘及椰子树等患病减产。

28.3.3 病毒的起源

病毒无完整的酶系统,不能制造 ATP 和独立生活,但确有控制特定活细胞代谢的遗传信息。所以多数学者认为,病毒不可能是"前细胞"生物,而是细胞出现后的产物。又因发现某些病毒的核酸与其宿主细胞核苷酸顺序近似,由此认为,病毒可能是生物细胞中逃脱出来的某些核苷酸片段,故现今所有生物几乎都有其相应的一种或多种病毒。病毒起源之谜尚待继续研究。

28.4 原生生物多样性的进化

28.4.1 真核细胞是如何起源的

根据 rRNA 分子生物学的研究,多数学者认为 30 亿年前真核生物就已从始祖原核生物进化为独立分支

了。最早的真核生物化石发现于大约 16 亿～20 亿年前的地层中，如加拿大西南部的冈弗林特燧石层和我国长城群串岭沟页岩中的化石。总之，只有蓝细菌出现后，大气圈中的 O_2 积累达到一定浓度时，需要 O_2 的真核生物才得以产生。

真核细胞与原核细胞的最大差别是真核细胞有质膜包围的细胞核和细胞器。结构如此简单的始祖原核生物细胞究竟怎样发展到有细胞核、细胞质、细胞器等复杂结构的始祖真核生物细胞？现在普遍接受的观点是，真核细胞进化包括两个过程：膜内折和内共生。膜内折(membrane infolding)是指真核细胞的内膜系统，都是从原核细胞的质膜内折进化而来的。图 28.14a 为核膜及内质网的进化模式图。高尔基体等则可能由内质网膜再内折形成。真核生物的线粒体和叶绿体是以内共生(endosymbiosis)方式发展起来的(图28.14b)。线粒体的祖先可能是进行有氧呼吸的、较小的化能异养型原核生物，它们在较大的化能异养型始祖宿主细胞内寄生或被较大的、异养型始祖宿主细胞吞噬。若这种小细胞难被消化，就可能在大的宿主细胞内继续存活并进行呼吸，于是形成了线粒体。叶绿体也通过类似的途径进化，即是在比较大的宿主细胞中逐渐存活下来的较小的始祖光合原核生物。小细胞从宿主细胞获得所需的营养成分，大宿主细胞则从进行光合作用和呼吸作用的小细胞获得大量 ATP 和光合细胞所制造的食物。不难设想，由两种生物共同生活、相互依存的共生体，在自然选择中是可以突然发展成一种在细胞水平上进一步复杂化，并划分出不同功能区域的单细胞的真核生物。有许多证据支持内共生学说，如真核生物中存在的线粒体和叶绿体与真细菌有许多相似之处：它们像细菌一样，以二分裂方式繁殖；内共生也能很好地解释线粒体和叶绿体两层膜的缘由。真核细胞起源的关键是细胞核的起源，但至今仍没有证据说明细胞核是怎样进化来的。核膜是质膜内折形成的。有了核膜，生物细胞便分为以复制、遗传为中心的细胞核和以蛋白质等合成代谢为中心的细胞质，为细胞结构和功能的多样化创造了条件。真核生物的诞生，是生命史上一个重大的历史转折，真核生物从一开始就表现出的这种极大的进化潜力，是原核生物远远无法比拟的。

28.4.2 什么是原生生物

1. 原生生物是最简单的真核生物

原生生物(protist)是最简单的真核生物，个体微小，多数为单细胞，细胞核有核膜，基本无分化。从原核生物祖先进化来的第一种原始真核生物，不仅是大量的和多样化的现代原生生物的祖先，也是继续出现的多细胞真核生物——植物、真菌、动物的祖先。能引起人类腹部痉挛和严重腹泻的贾第虫(*Giardia*)，就是现今生存的古真核生物(archezoa)的代表。它是一种有鞭毛、没有线粒体和叶绿体、细胞骨架非常简单的单细胞原生生物，最特别的是细胞内有二单分体(图28.15a)。现代真核生物的生活史中都有由单倍体核融合成具两套染色体的二倍体阶段，而二单分体是细胞只有双数单倍体的核，可能代表真核生物中二倍体核进化过程中“丢失的谱系”。原生生物的细胞结构、营养方式和生活史等方面有很大的差异，可能是生物进化过程中进行不同“尝试”的结果。11 万种原生生物中大多数为单细胞，部分种类是集群或多细胞的，如 4～16 个细胞组成的盘藻(*Gonium* sp.)、16～32 个细胞组成的空球藻(*Eudorina* sp.)和由上万个细胞组成的团藻(*Volvox* sp.)等。原生生物的细胞核具有核膜，有些种类只有一个细胞核，如大多数鞭毛虫、肉足虫和单胞藻类；有些种类是多核的，如多核变形虫、蛙片虫和纤毛虫等。在多核的种类中，有些种类每个核的功能一样，有些种类则分大核和小核。多细胞的原生生

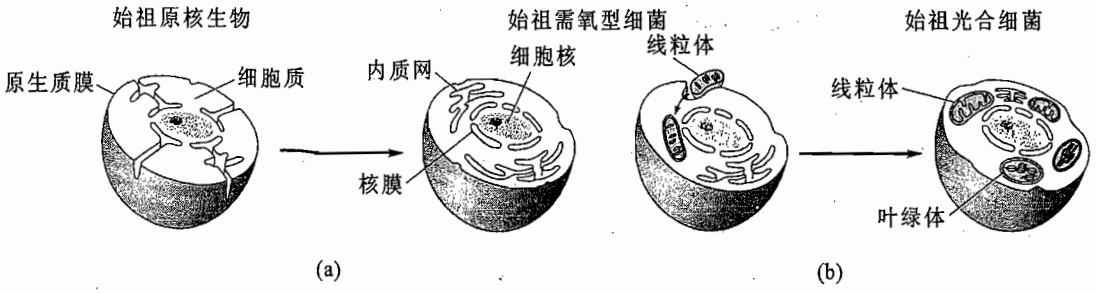


图 28.14 真核细胞起源模式图 (a) 原核生物质膜内折产生核膜和内质网。(b) 线粒体和叶绿体内共生产生模式(仿 Campbell,1996)

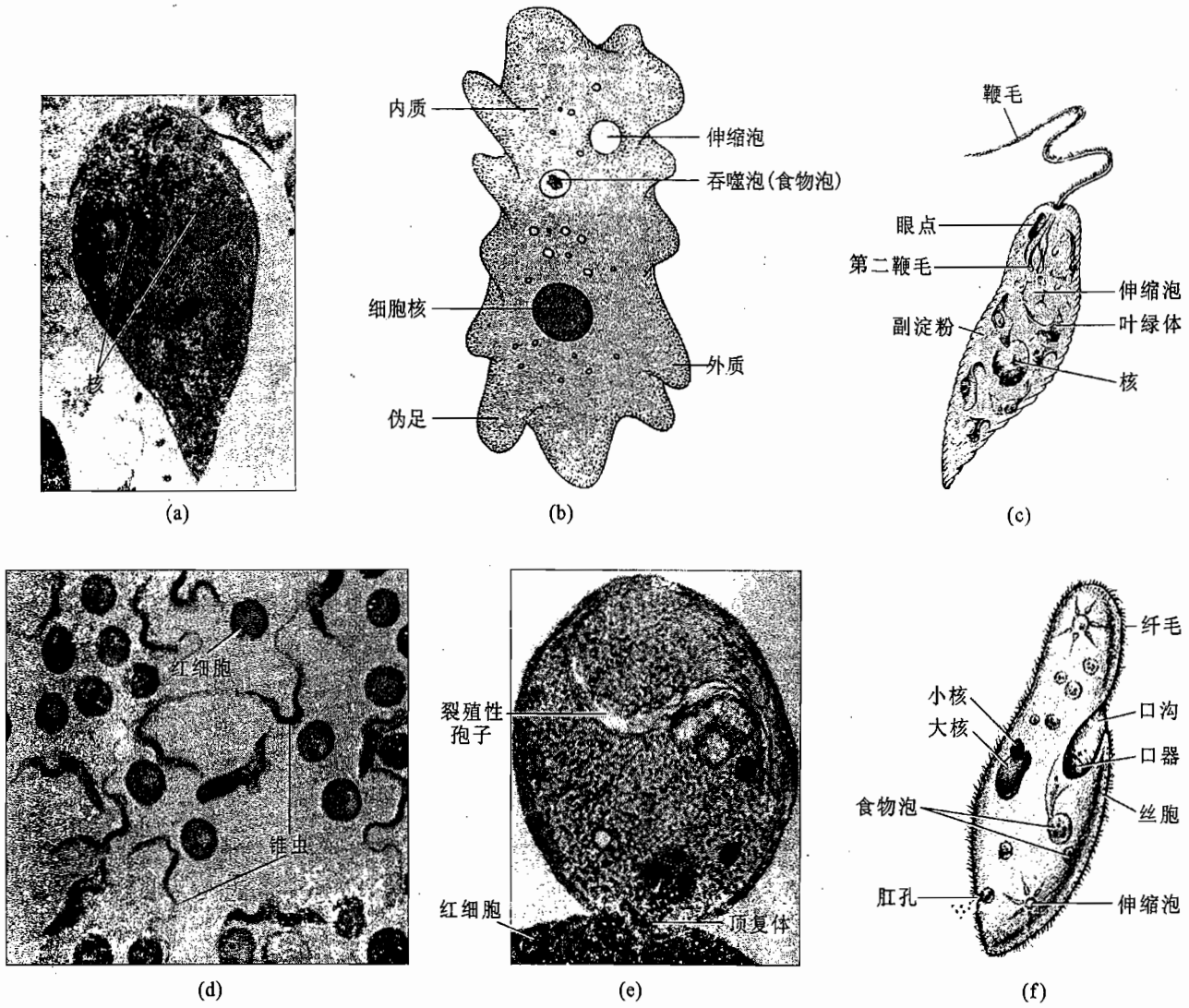


图 28.15 几种单细胞原生生物 (a) 贾第虫(示双数单倍体核)。(b) 变形虫(示伪足)。(c) 眼虫(最复杂的真核细胞)。(d) 锥虫(在红细胞中引起人类睡眠病)。(e) 疟原虫(红细胞中的疟原虫,示顶复体和裂殖性孢子)。(f) 草履虫(示大核和小核)(b 引自陈阅增,1997;c 引自 Prescott 等,2005,其余皆引自 Campbell 等,1996)

物的有性生殖过程也表现出原始的功能分化(如分化为大、小配子体)。

2. 原生生物是最全能的细胞

单细胞原生生物虽没有细胞的分化,但和其他动物、植物一样,要执行各种生物学功能。这种最全能的细胞,必然要求细胞结构更为复杂。如采用鞭毛或伪足或纤毛运动;原生生物的营养类型多样化,包括光能自养型的藻类、光能异养型的鞭毛虫,而大多数则是以环境中的有机碳化合物为能源和碳源的化能异养型,但也有许多种类的营养类型为兼性,有光时进行光合作用营自养,无光时以水中营养物为能源和碳源营异养;其摄食方式多样,可通过胞口摄食(细胞内消化)、伪足吞噬、胞饮(液体营养物)等。原生生物的排泄则通过伸缩泡的伸缩活动来完成。原生生物有多种细胞骨架以支持和维持其外形,如藻类的细胞壁、放射虫的内骨骼、有孔虫的外壳等。有些原生生物还发展了特殊的细胞器,如眼虫(*Euglena*)的眼点(图 28.15c)等。结构越复杂则其变异的概率可能就越多,只有通过始祖原生生物谱系的多样化,才可发展为今天眼花缭乱的现代原生生物、植物、真菌、动物等大千世界。本节主要对当今生活在地球上的第一个真核生物的后代,包括原生动物、黏菌、藻类及其直接后代——多细胞藻类(海藻)进行简介。

28.4.3 原生动物——吞咽食物的原生生物

原生动物(protozoan)是以吞咽食物为主的原生生物,大多数为单细胞。原生动物拥有真核生物的基本

特征,但也有许多独特的结构。虫体由细胞核和细胞质构成,表层有典型的双层结构的质膜,有些种类外表层沉积有二氧化硅,一般没有细胞壁(某些植物性鞭毛虫有细胞壁);核的结构与其他真核生物相似,有些原生动物不止一个核,或有大、小两个不同的核,不同类群的染色体数目不同;细胞质中有各种细胞器;以分裂或出芽方式进行无性生殖;有性生殖时经减数分裂产生配子。原生动物是高度多样化的原生生物,根据运动方式原生动物分为6个门。下面仅简要介绍与人类日常关系密切的几个门类和种。

(1) 肉鞭门(Sarcomastigophora) 本门包括鞭毛虫和变形虫(图28.15b),以鞭毛或伪足运动。大多数为单核型,生殖为无性和有性。其中最为人们关注的是原生生物进化史中占据重要位置的贾第虫和引起人类睡眠病(非洲锥虫病)的锥虫(*Trypanosome*,见图28.15d)。非洲锥虫病由舌蝇传播,人兽互传,锥虫寄生在人的脑脊液中,引起脑膜炎,不及时治疗会致命。

(2) 顶复门(Apicomplexans) 该门动物在细胞的一端有特化的细胞器——顶复体(apical complex),大多数为寄生。有性和无性生殖过程生活史极为复杂。该门中最著名的是引发人类和其他动物感染疟疾的疟原虫(*Plasmodium*,图28.15e)。疟原虫由60种按蚊传播,人兽互传。疟疾分布范围广,危害大,热带地区每年约有2亿以上人群感染。

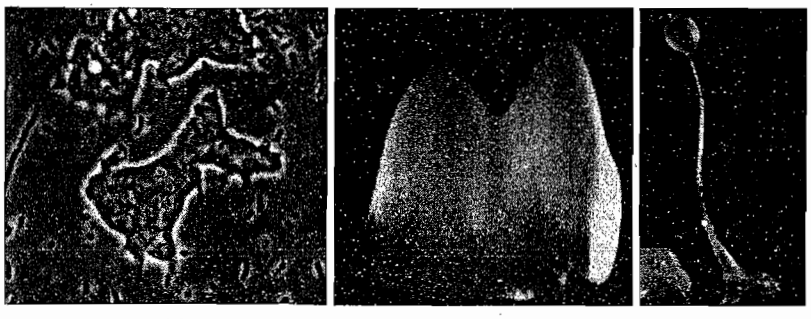
(3) 纤毛门(Ciliophora) 大多数纤毛虫生活史中至少部分时期有纤毛。原生动物中唯一的细胞核分为负责营养的多倍体大核和控制生殖的多个小核(如草履虫 *Paramecium*,图28.15f)。无性生殖为裂殖,有性生殖为接合。大多数自由生活,少数寄生。自由生活的纤毛虫对水及土壤生态系统中的物质循环和能量流动有重要意义。

28.4.4 既像原生动物,又像真菌的黏菌

黏菌(slime mold)在营养期为裸露、无细胞壁、多核变形虫状的细胞(称原质团,plasmodium),原质团成熟时发育成繁殖结构的子实体。其营养期的结构、运动或摄食方式与原生动物中的变形虫相似,但其繁殖期又像真菌中的霉菌,为介于原生动物与真菌之间的真核生物。黏菌门(Myxomycophyta)分3个纲500种。下面两类是细胞学研究中常用的模型:

盘基网柄菌(*Dictyostelium*)是典型的细胞型黏菌(cellular slime mold)。生活史有3个阶段:营养期为变形虫状单细胞的原质团(图28.16a),通过有丝分裂繁殖;当食物和水不足时,成百个原质团细胞游至明亮的区域聚集,形成像蛞蝓(鼻涕虫)状的单细胞群体(图28.16b);不久分化为多细胞并进行无性生殖的子实体(图28.16c)。条件适宜时子实体内的孢子再萌发为变形虫状细胞。有性生殖时像蛞蝓状的群体中的单倍体细胞两两融合,形成二倍体合子,经过减数分裂,再变为单倍体变形虫状细胞。

原质型黏菌(plasmodial slime mold)则总是由两两细胞配对融合形成多核原质团,细胞不分裂,上千个核同步进行有丝分裂,故营养期的原质团为合胞体(多核的二倍体)。变形虫状的合胞体常呈网状结构(图28.17),扩大了与食物、水分和氧的接触面积。其生活周期与细胞型黏菌相似,当原质团成熟时发育成类似于有足、茎和孢子囊的子实体,但在细胞囊内进行减数分裂产生单倍体孢子,并萌发成带鞭毛的游动孢子或变形虫状细胞。



(a) (b) (c)

图28.16 盘基网柄菌(细胞型黏菌) (a) 原质团。(b) 蛞蝓状的单细胞群体。(c) 子实体(引自 Campbell 等, 1997)

图 28.17 原质型黏菌合胞体(引自 Campbell 等,1997)

28.4.5 藻类——进行光合作用的原生生物

大多数藻类(algae)是光能自养型,少数是化能异养型,它们吞噬食物或营异养生活。多数是单细胞,少数以群体生活,也有多细胞的。有纤维素的细胞壁或蛋白质表膜。很多种有鞭毛。藻类细胞的细胞核均有核膜,有线粒体、溶酶体、高尔基体等细胞器。多数单细胞藻类进行二分分裂繁殖。分子和超微结构研究,发现一些藻类是从无色的、异养型的原生生物获得不同种类的叶绿体而产生的。多数生物学家赞成将藻类分为6个类群:金藻门(Chrysophyta)、裸藻门(Euglenophyta)和甲藻门(Pyrrophyta)为单细胞藻;绿藻门(Chlorophyta)有单细胞、群体和多细胞等;红藻门(Rhodophyta)和褐藻门(Phaeophyta)为多细胞藻类。下面简介与人类关系密切的单细胞藻类。

沟鞭藻(*Dinoflagellata*)是甲藻门的重要成员。它们是单细胞、多数进行光合作用和有两根鞭毛的藻类(图28.18a)。细胞壁形成硬的纤维素板片,像一套盔甲将藻体套住。这些单细胞藻类在海水和淡水中极为普遍,它们将光合作用合成的糖类供给微小的生物和无脊椎动物,作为海洋能量和食物链的基础起到了极重要的作用。但在暖海岸地区生长的某些种类如沟鞭藻和蓝细菌,当条件适合时呈指数生长,造成水华(bloom),使水变成红色,称为赤潮(red tide),能产生毒性较眼镜蛇毒素还高百倍的甲藻毒素,对鱼、虾、贝类危害很大,人类误食后,能引起神经系统损害,甚至致死。

硅藻(*Diatom*)是金藻门中大家最熟悉的成员。是单细胞、海水生和淡水生、进行光合作用的藻类。硅藻细胞壁由两个半片组成套,主要成分是二氧化硅(图28.18b),起保护作用。透明的硅藻壳,使光合作用的光线透过,壳上穿孔与外界环境接触。硅藻以油的形式储存食物,提供浮力,使硅藻有日光时在海水表面漂浮。硅藻壳非常美丽,也有重要经济价值。海洋中大量硅藻壳沉积形成的硅藻土可作为过滤、绝缘、磨光、防火材料等的主要成分。

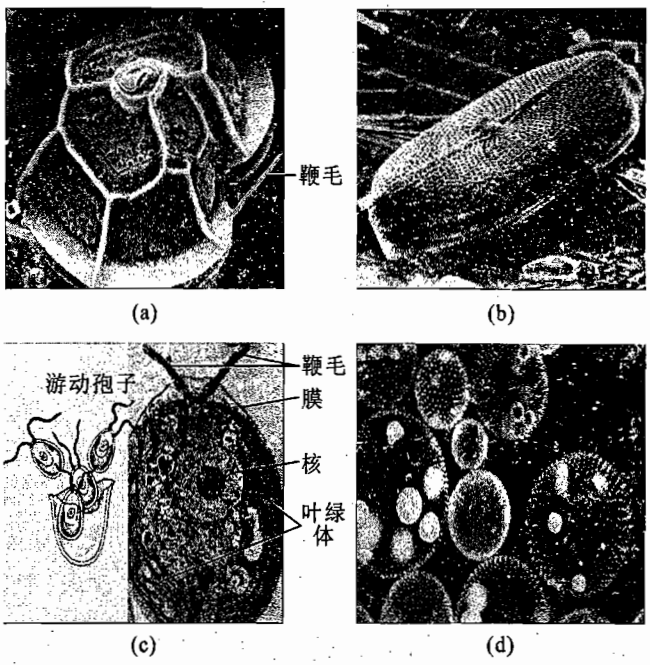


图 28.18 单细胞或群体藻类 (a)沟鞭藻。(b)硅藻。(c)衣藻。(d)团藻(引自 Campbell 等,1996)

衣藻(*Chlamydomonas*)是绿藻门的单细胞成员。有纤维素壁,营养细胞有两根鞭毛(图28.18c),在夜间进行无性生殖,繁殖几代后才行有性生殖。团藻属(*Volvox*)(图28.18d)是绿藻门群体细胞的成员。由数百至上万个和衣藻属极为相似的双鞭毛细胞不重叠地排列成一层中空球状团聚体组成。每个细胞独立生活,似乎群体形态的团藻是从单细胞绿藻进化来的。由于衣藻、团藻及许多藻类的鞭毛和某些植物的双鞭毛配子极为相似,有和植物相同的叶绿体、纤维素的细胞壁、以淀粉形式储存食物等特点,多数生物学家认为地球上的第一个植物是由古代绿藻进化的。

28.4.6 海藻——多细胞的水生藻类

海藻(seaweeds)此处指大而复杂、类似植物进行光合作用的多细胞原生生物,包括褐藻门、红藻门及绿藻门中的多细胞藻类。所有藻类均无根、茎、叶的分化,也没有多数植物体中存在的维管系统;其生殖结构绝大多数为单细胞,合子或受精卵均不发育成胚,所以

真核藻类不同于植物，是无胚的、非维管的。

褐藻(brown algae)为多细胞、分支丝状体，孢子体有组织分化，由表皮层、皮层和髓3部分组成，是海底森林的主要类群。图28.19a所示为富含碘的海带(*Laminaria*)。孢子体由固着器、柄、带片构成，高度可达100 m，有异形世代交替，是较高级的类型。海带是人们喜爱的食品，“海底森林”也是鱼、海狮、海獭、鲸等动物经常进食的场所。

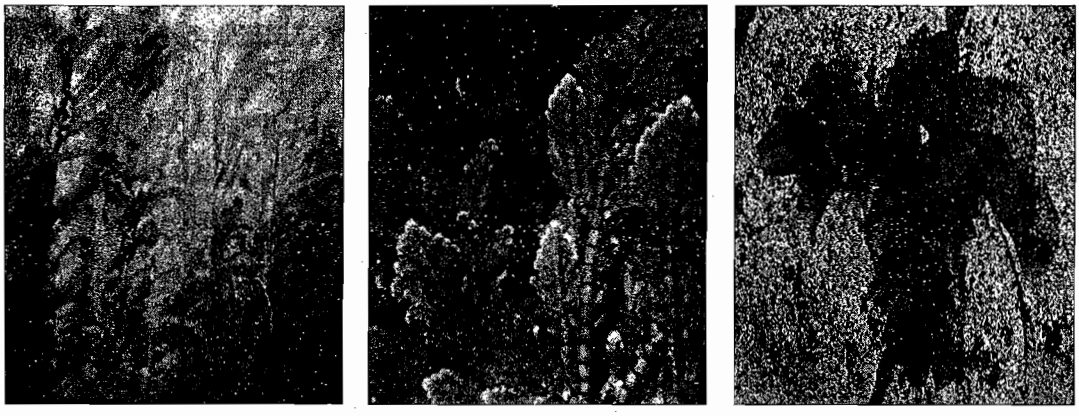
红藻(red algae)多数为多细胞，少数是单细胞，藻体较小(0.1～1 m)。藻体有简单的丝状体或假薄壁组织形成的叶状体和枝状体。同形或异形世代交替，绝大多数分布于热带暖海岸，图28.19b所示为一种红藻(珊瑚色藻coralline algae)。叶状体紫红色，基部也有固着器。典型红藻藻体软，也有外壳硬的藻种，是构建珊瑚礁的主要成员。

第三类海藻是多细胞的绿藻(green algae)，以石莼属(海莴苣，*Ulva*)为代表(图28.19c)，为大型多细胞片状体或管状体。生活史中有双倍体的孢子体世代和单倍体的配子体世代的典型同形世代交替现象。

28.4.7 多细胞生物可能起源于群体原生生物

多细胞生物与单细胞生物的根本区别，是出现了细胞分化和执行不同功能的分化细胞之间形成了相互依赖、更加适应环境的整体结构。多细胞生物的出现是生物进化史上的又一次重大事件。一般认为，现今的多细胞生物——海藻、植物、动物和真菌是分别从几类单细胞原生生物祖先起源的。海藻可能来自3种或更多种古代原生生物，植物可能起源于绿藻谱系中的一个分支，真菌和动物可能来自共同的原生生物祖先。由单细胞原生生物经过群体原生生物再进化到多细胞生物的模式(图28.20)推测有3个过程：① 单细胞原生生物细胞分裂后不分离而形成群体。如现今的团藻，是由60万个有鞭毛的细胞排列成单层、中空的球体构成的集群，细胞分裂时产生的子群体，暂时漂浮在母球体中心，当母球破裂时，它们便被释放出来。甚至某些种团藻细胞还表现了性的分化(体细胞和配子)。② 群体中的细胞已经分化，既有分工，又互相依赖。如有鞭毛的细胞营运动功能，丢失鞭毛的细胞营摄食或制造食物的功能。③ 群体中另外的细胞各自分化、发展为体细胞(非生殖细胞)和性细胞(配子)。

从化石记录看，多细胞真核生物大约出现在6亿年前。在我国贵州中部的磷块岩中发现两种类型植物的化石(大约6亿～6.5亿年前)：一种可能是细胞集群；第二种是细胞分化明显的叶状体植物(叶藻)，其内部有皮层和髓部的分化，髓部还有薄壁组织和假薄壁组织的分化。



(a) (b) (c)

图28.19 几种海藻 (a)褐藻(海带)。(b)红藻(珊瑚色藻)。(c)多细胞绿藻(海莴苣)(a引自Campbell等，1997；b、c引自Campbell等，1996)

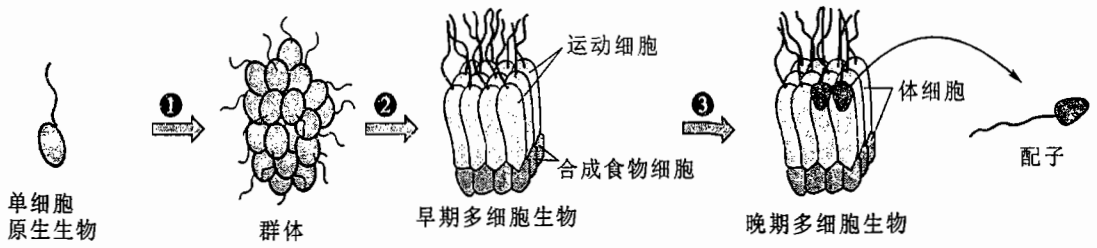


图 28.20　多细胞生物起源于群体原生生物的模式(引自 Campbell 等,1997)

思考题

1. 你怎样理解生命起源是一个自然的、长期的进化过程？第一个原核细胞出现可能经历了哪些重大系列事件(化学进化过程包括的几个阶段)？每一阶段的关键产物和作用是什么？
2. 伍斯等提出三域学说的根据是什么？主要论点是什么？
3. 原核生物的多样性表现在哪些方面？你能否从其多样性的特点解释为什么现今的原核生物是地球上数量最多、分布最广的一类生物？
4. 大多数学者认为真核生物细胞是怎样由始祖原核生物细胞起源的？有什么证据支持这些论点？
5. 多细胞生物是怎样起源的？有何根据？

29 植物和真菌多样性的进化

29.1 植物可能由绿藻进化而来
29.2 植物适应陆地生活的进化
29.3 真菌多样性的进化

银杏,植物界的活化石

在距今约4亿年的志留纪末期,地球表面环境又有了较大的变化。大气中的氧分子已经积累到现代大气氧含量的10%,在距地面20~40 km上空的臭氧层,已经可以有效地减少紫外线对陆地生物造成的伤害。一系列的地壳运动使陆地上升、海水撤退,浅海转变成低湿平原,丘陵地带出现大小洼地,气候湿热。在水域中,包括多细胞藻类在内的多细胞真核生物的多样性已大大提高。这些都为生物由水域向陆地的跨越准备了条件。

率先登陆的是植物,它们是能进行光合作用并适应陆地生活的多细胞真核生物。令人感兴趣的是在最古老的泥盆纪的植物化石中找到了菌根。菌根是植物与真菌(Fungi)之间的共生系统。真菌能分泌酸使土壤中的矿物质易于吸收,并在吸收了水和矿物质以后将一部分转送给植物。植物光合作用的产物又成为真菌的食物。科学家推测,菌根曾经是使植物适应陆地生活的一个因素。菌根中的真菌可能是陆地上最早的分解者。

29.1 植物可能由绿藻进化而来

植物和多细胞藻类都是能进行光合自养的多细胞真核生物。它们之间的不同在于,多细胞藻类是水生的,而植物则是陆生的。绝大多数植物属于维管植物(vascular plant),它们具有一系列适应陆地生活的特性。维管植物地上部分的表皮上有角质层和气孔能控制水的蒸腾;生殖细胞被一层或多层没有生殖功能的细胞所包围,从而受到很好的保护;有了根、茎、叶的分化,使茎叶系统和根

分别适应空气和土壤两种不同性质的介质;有了维管系统,既有远距离运输的功能,又有支持功能;等等。

早在7亿年前就出现了多细胞藻类,在6.5亿年前出现了叶状体藻类。到了志留纪末期,作为植物祖先的多细胞藻类可能匍匐在湖泊边缘或者海边的沼泽,这时,大陆相对平坦,容易发生周期性的泛滥和干旱。自然选择保留了那些一时没有浸泡在水中仍然能生存的藻类,并推动它们向越来越适应陆地生活的方向演化,形成能长久地生活在陆地上的物种。

在众多的藻类中,绿藻和维管植物有许多同源性状。如二者的叶绿体所含的色素是相同的,细胞壁都以纤维素作为主要的组成成分,都是以淀粉形态贮藏糖类,在细胞分裂中都是由来自高尔基体的小泡形成的板分隔细胞,等等。多数生物学家认为,植物从绿藻进化而来。在五界系统中,藻类属于原生生物界。而许多植物学家则认为藻类和植物关系密切,是一个很自然的类群,主张将藻类划入植物界,并常常将它们称为低等植物。

已知最早的植物,是发现于4.15亿年前的光蕨(*Cooksonia*)(图29.1)。这是一种裸蕨类(Psilophyta)的化石植物。光蕨有一个直立的分枝的茎,含有原始的维管组织,缺少叶子。在一些分枝的顶端生有一种囊状结构,称为孢子囊,它们产生孢子。这种能产生孢子的植物体是光蕨的孢子体(sporophyte)。

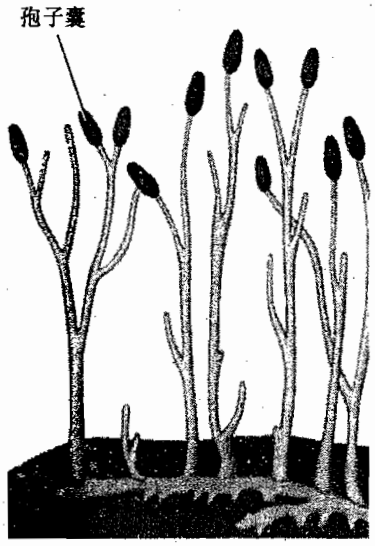


图29.1 光蕨(引自 Campbell 等,2000)

29.1.1 在植物的生活史中存在着孢子体和配子体两种世代的交替

所有植物,包括苔藓植物、蕨类植物、裸子植物和被子植物,它们的生活史和我们人类及所有动物的生活史很不相同。我们每一个人是一个二倍体的多细胞个体。在人的生活史中仅有的单倍体阶段是精子和卵,而没有一个单倍体的多细胞个体。在植物生活史中有两种多细胞个体:双倍体的孢子体和单倍体的配子体。两种不同多细胞个体的世代在生活史中轮回交替。从图29.2的顶端开始,雄性和雌性的配子体(n),经过有丝分裂产生配子(n)。雄、雌配子融合(受精作用)产生合子($2n$)。合子经有丝分裂产生孢子体($2n$)。孢子体经减数分裂产生孢子(n)。孢子发育成配子体,完成一个生命周期。在不同类型的植物之间,世代交替在细节上互有差异,但都遵循着这个统一的模式。

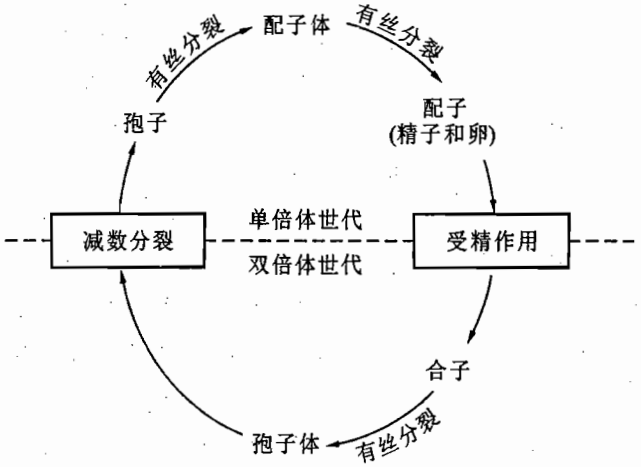


图29.2 植物的世代交替图解

在上一章,我们已经看到,藻类也有世代交替。植物的世代交替是从藻类祖先那里继承下来的,又发生了一些重要变化。在大多数藻类中,生殖细胞,包括配子和孢子,都有鞭毛。它们通过游泳而相互接近(配子),或者通过游泳扩散开去(孢子)。在植物中,仅仅在苔藓植物和蕨类植物中有带鞭毛的精子,而没有一种植物具有带鞭毛的卵子和孢子。植物的卵细胞一直停留在配子体中,在那里受精,并发育成幼胚。

29.1.2 植物界几个主要类型的进化关系

将植物的4个主要类型:苔藓植物(bryophyta)、蕨类植物(fern)、裸子植物(gymnosperms)、被子植物(angiosperms)作为系谱分类的对象,我们就可以看到植物界总的进化趋势(图29.3)。

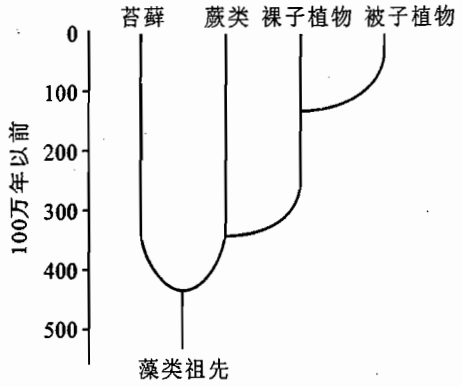


图 29.3 植物 4 种主要类型的系统树

植物界 4 种类型的生物的生活史有一个共同模式,它们的雌、雄配子融合产生的合子都在配子囊中发育成为胚胎。这些同源特征说明植物来自共同祖先。植物学家认为,这个共同祖先是某种多细胞的绿藻。在进化初期,原始植物分出两支,一支产生现代的苔藓植物,一支产生现代的维管植物。

在苔藓植物的生活史中,配子体占优势,配子体是光合自养的,孢子体寄生在配子体上。有性生殖时,有鞭毛的精子,需要借助在水中游泳去和卵会合。这就决定了配子体只能是矮小的植物体。孢子体一般无叶绿体。孢子无鞭毛。孢子体进行无性生殖并不受水的限制,但由于寄生性质,孢子体也只能是简化的有机体。配子体和孢子体都没有维管组织。与苔藓植物相反,维管植物是孢子体占优势的植物。孢子体行光合自养,能独立生活,有角质层和维管组织,分化产生十分发达的根、茎、叶系统。无性生殖不受水的限制。维管植物的能独立生活的孢子体远比苔藓植物的配子体及孢子体高大,可形成地球上最为伟岸的生物。

从早期的维管植物产生了现代的蕨类植物、裸子植物、被子植物。后二者统称为种子植物(seed plant)。蕨类植物的配子体和孢子体都是能进行光合自养的能独立生活的有机体。它的孢子体有发达的根、茎、叶分化,能适应陆地生活。但是,它们的配子体却和苔藓植物相似,仍然是比较娇弱的原叶体,匍匐于潮湿的地面,具有鞭毛的精子在地面一薄层水中游泳至配子体。因此,蕨类的有性过程仍未摆脱对水的依赖。

种子植物区别于蕨类植物,关键的一点在于有性过程摆脱了对水的依赖。种子植物的配子体已经高度简化。小孢子在其壁内发育成雄配子体,即为花粉。花粉是携带精子的运载工具。大孢子在大孢子囊(珠心)内发育成雌配子体(胚囊)。花粉借助风或昆虫传到大孢子囊。花粉萌发出花粉管,花粉管深入珠心运送精子和卵结合。受精作用后,合子发育成幼胚,连同原先的珠被和雌配子体一起形成种子。

大约在距今 3 亿年前,从早期蕨类植物分支产生裸子植物。大约在 1.3 亿年以前又分支产生被子植物。二者的主要区别是:裸子植物的胚珠没有被心皮(大孢子叶)所包裹,是裸露的,胚珠发育成种子也是裸露的,没有双受精现象;被子植物的胚珠被心皮所包裹,胚珠发育成种子,心皮发育成果皮,共同构成果实。

从水生到陆生是植物进化的总趋势,上面仅仅给出了一个概括性的图景。下面,我们将通过代表植物对 4 种类型做一些细节上的补充。

29.2 植物适应陆地生活的进化

29.2.1 苔藓植物匍匐生长于潮湿地面

苔藓植物是一群小型植物,一般不超过 20 cm 高,大多生于阴湿之处。它已经具有一些适应陆地生活的性状:地上部分体表覆盖着角质层;大多数物种具有假根,从土壤中吸收水分和矿物质;产生精子和卵的部分被细胞所包裹以保持湿度;等等。苔藓植物和维管植物最大的区别在于苔藓植物的配子体占优势,孢子体寄生在配子体上,而维管植物则是孢子体占优势。有些苔藓植物也有类似叶、茎和根的部分,但其中没有维管系统。

我们以地钱(*Marchantia polymorpha*)作为代表来考察苔藓植物生活史的某些特点(图 29.4)。地钱的配子体是分叉的叶状体,匍匐于潮湿的地面。腹面有假根,背面有光合细胞与通气孔。叶状体的顶端细胞保持有分生能力,能不断地向前生长,不断地分叉和进行营养繁殖。配子体是雌雄异体的,它们的背面都能形成胞芽杯,在其中产生胞芽。成熟时胞芽脱落,在土中萌发成为新的配子体。这是一种营养繁殖方式。

地钱进行有性生殖时,在雄配子体上生出雄生殖托,上有精子器(antheridum);在雌配子体上长有雌生殖托,上有颈卵器(archegonium)。精子器成熟后,精子逸出器外,以水为介质,游入发育成熟的颈卵器内,进行受精作用。卵细胞、受精后产生的合子以及幼小

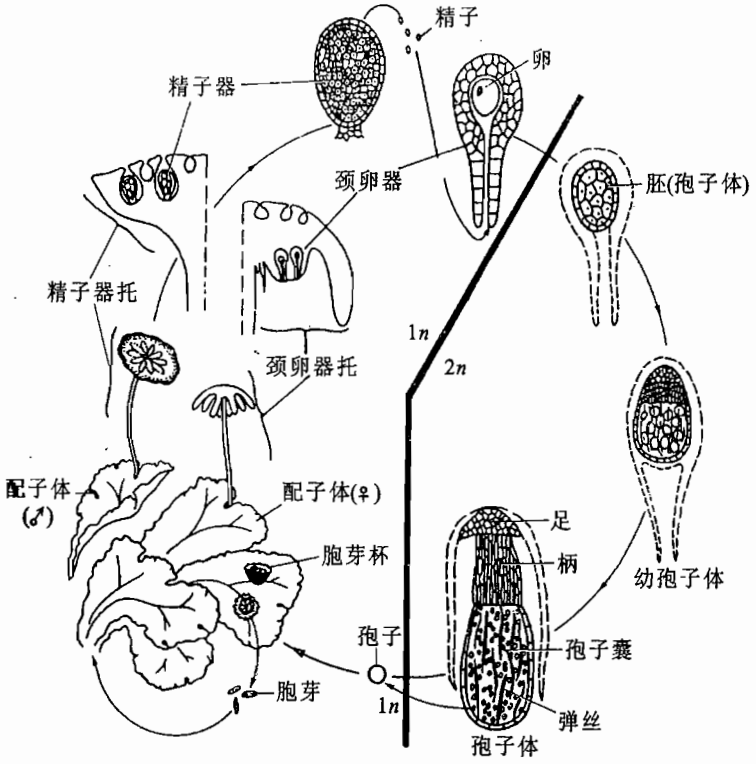


图 29.4 地钱的生活史

孢子体(胚胎)一直停留在颈卵器内,受到保护。长成的孢子体由基足、蒴柄和孢蒴(孢子囊)3 部分组成。孢子体没有叶绿体,不能制造食物,靠基足伸入到配子体组织中吸收营养。孢子体成熟时,蒴柄伸长,孢蒴的壁开裂,孢子散布到适当环境,分别萌发长成雌、雄配子体。

苔藓的有性过程不能离开水,这就使其配子体只能成为贴近地面的垫状物。苔藓的无性生殖过程并不依赖水,但是由于孢子体寄生在配子体上,也只能是一种简化的植物体。无论在化石记录中,还是现在的物种,在苔藓植物中没有发现能完全适应陆地生活的比较高大的植株。苔藓植物的孢子体无自养能力,但在若干地钱目的物种中可以看到孢子体中出现少数叶绿体,这说明孢子体是从自养发展到异养的。

29.2.2 无种子维管植物的孢子体适应了陆地生活

蕨类植物有时称为无种子维管植物,包括裸蕨类(Psilophyta)、石松类(Lycophyta)、楔叶类(Sphenophyta)和真蕨类(Pterophyta)。它们和苔藓植物不同:第一,无种子维管植物的孢子体,在胚胎阶段附着于配子体并从中获取营养,长大后即伸出配子体,成为营光合自养的植物体;第二,有维管组织;第三,在生活史中,孢子体世代是一个有较大的植株和较长生存时间的阶段。

蕨(*Pteridium aquilinum*)是一种常见的真蕨类植物(图 29.5)。孢子体有根、茎、叶的分化。茎匍匐于地面或地下。叶为羽状复叶,叶脉分支,叶面有角质层和气孔。有些叶的底面有成簇的孢子囊,称为孢子叶。孢子囊中的孢子母细胞经减数分裂而产生孢子。孢子是同型的,萌发而成为单倍体的配子体。配子体很小,心形,宽不过 1 cm 左右,有光合细胞和假根,能独立生活,称为原叶体。同一原叶体的背面着生有精子器和颈卵器。精子是多鞭毛的,借助一薄层水游入颈卵器,与卵融合成为合子,合子萌发成孢子体,伸出配子体,成为独立生活的生物体,配子体随即死去。

在植物的进化历史上,角质层、气孔、维管系统、细胞壁木质化等性状的出现,使维管植物的孢子体有了新的适应特性:植物有了调节和调制体内外水分平衡的能力,从而能够适应陆地干旱环境;植物有了相当坚强的机械支撑力,不需要水介质的支持而直立于陆地上;植物有了有效地运输水和营养物质的特殊系统,因而能有效地利用土壤中的水分和营养物。体内外水分平衡的调节机制、坚强的机械支撑和有效的运输系统,这三者构成维管植物孢子体对陆地环境比较完整的适应结构。正因为如此,维管植物出现以来,在地球历史

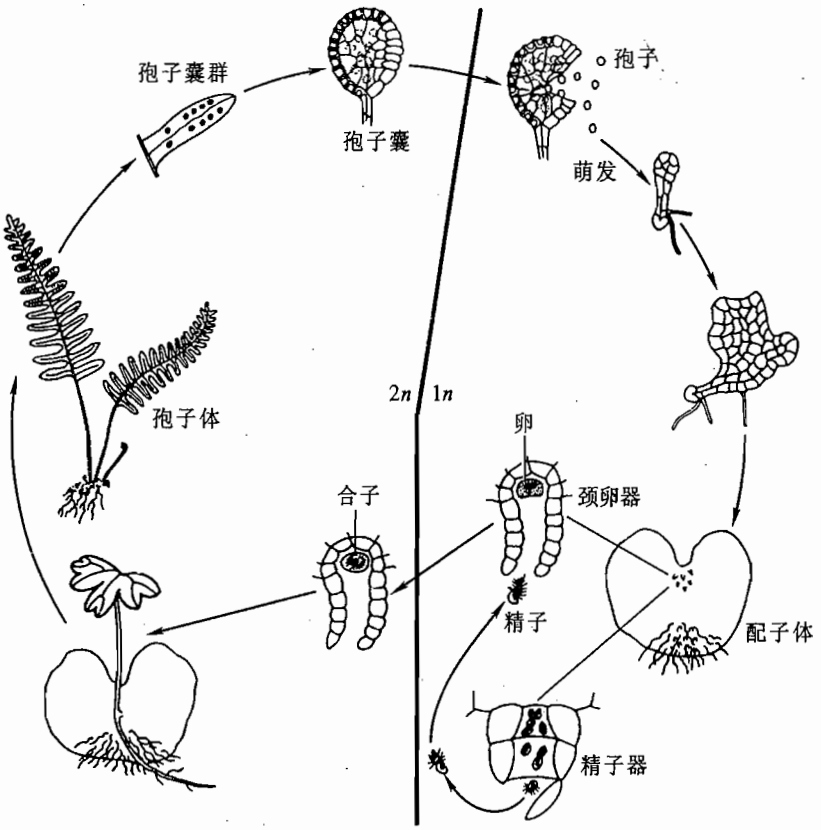


图 29.5 蕨的生活史

的最后 1/10 时间里,起着举足轻重的作用。现今生物圈,维管植物的生物量占总生物量的 97%。蕨类植物的孢子体世代已适应陆地生活,而有性生殖仍依赖水。它们是植物界的"两栖类"。

现存的无种子维管植物的大多数物种和蕨一样,它们的茎匍匐于地面,或者成为地下的根状茎,只有少数是直立的树木如桫椤(*Alsophila spinulosa*)。而在石炭纪,无种子维管植物十分繁盛,有许多高大的乔木,在欧亚大陆和北美洲形成大片的湿地森林。这些植物不但在当时的生态系统中占很重的位置,而且在煤的形成方面有巨大意义。这些湿地森林是地质史上主要的成煤森林。

29.2.3 裸子植物的有性生殖摆脱了对水的依赖

裸子植物,作为一种种子植物,和无种子维管植物有 2 个主要区别:一是在有性过程中出现了花粉和花粉管,使受精过程不再需要以水为媒介;二是出现了种子,在很大程度上加强了对胚的保护,提高了幼小孢子体对不良环境的抵抗能力。作为无种子维管植物和被子植物之间的一个类群,裸子植物没有真正的花,仍以孢子叶球作为繁殖器官,保留了颈卵器的构造。胚珠没有被大孢子叶包裹起来,是裸露的。由胚珠发育而成的种子也是裸露的。裸子植物包括苏铁(*Cycad*)、银杏(*Ginkgo*)、松柏(*Conifer*)和买麻藤(*Gnetum*)等。

松树(*Pinus sp.*)是最常见的裸子植物。高大的松树是发达的孢子体。在春季,松树分枝的顶端分别产生雄球果(小孢子叶球)和雌球果(大孢子叶球)。雄球果由许多小孢子叶组成。每个小孢子叶背面有两个小孢子囊,其中有许多小孢子母细胞。每个小孢子母细胞经减数分裂形成 4 个小孢子。

雌球果由许多鳞片状结构组成,其上有一对胚珠。胚珠中的珠心即为大孢子囊,中央有一个大孢子母细胞,经减数分裂形成 4 个大孢子。仅有一个大孢子发育成多细胞的雌配子体。成熟时,雌配子体顶端形成 3 ~ 5 个颈卵器。每个颈卵器含一个卵细胞。

小孢子经 3 次分裂形成两个原叶细胞(迅速退化),一个是粉管细胞,一个是生殖细胞,这就是传粉时的花粉。花粉有能抵抗干旱的外壁,上面有"翅"状突起,可以随风飘荡到很远地方。花粉从孢子囊散出后,总有少许花粉有机会落到雌球果上,长出花粉管并到达颈卵器。此时,花粉中的生殖细胞分裂为柄细胞和体细胞。后者再分裂为两个精子。精子和卵接合成为合子。

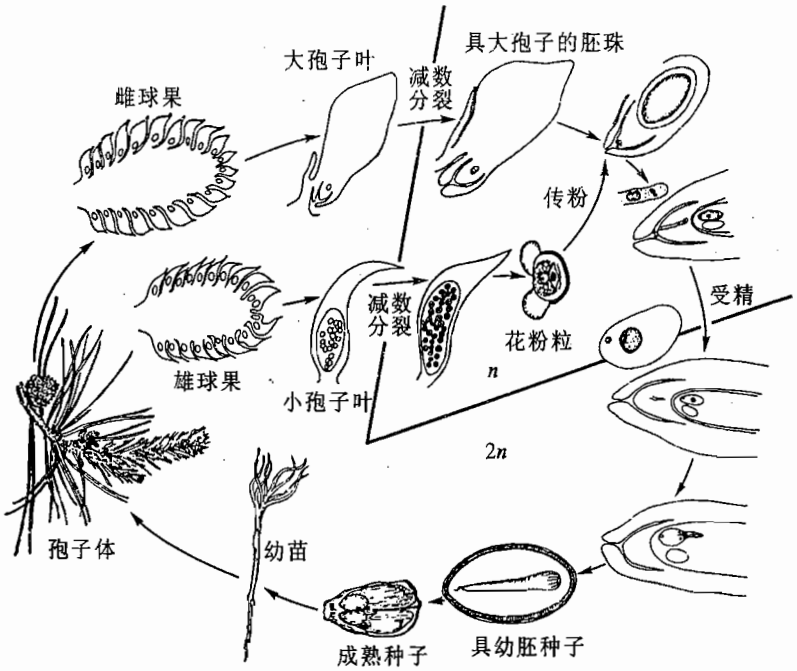


图 29.6 松的生活史

合子发育成胚，这已是另一个世代的幼小孢子体。胚受到很好的包装。珠被属于前一世代孢子体的部分，现在变成种皮，保护着幼胚。原来的雌配子体变成胚乳，供给幼胚营养。整个胚珠变成了种子(图 29.6)。

春天，当雄球果成熟时，释放出云雾般的花粉。你可以看到淡黄色的花粉成片漂浮在池塘里，覆盖在附近轿车的车顶上。只有极少一部分落在雌球果上。裸子植物以浪费大量小孢子和雄配子体为代价，在有性生殖过程中，摆脱了对水的依赖，加上种子那抵抗不良环境的包装，裸子植物因此而不再为湿地所局限，分布到更为干旱和寒冷的地区。裸子植物的孢子体也进一步向着适应陆地环境的方向发展。无种子维管植物主根不发达，而有许多不定根，裸子植物却有庞大的直根系，既能利用地表水，又能利用深层水。有些裸子植物，叶呈针状或鳞片状，叶表层有厚厚的角质层，气孔下陷，减少水的蒸发，提高了适应干旱气候的能力。

在距今 2.8 亿年前的二叠纪早期，地球的大部分地区出现酷热、干旱的气候。许多在石炭纪盛极一时的无种子维管植物因不能适应环境的变化而走向衰落和灭绝。裸子植物兴起并取而代之，成为地球生态系统的主角。直到中生代末，裸子植物才把主角位置让位给了被子植物。至今在欧亚大陆和北美洲的北部还能看到大面积的针叶林。在低纬度的高山地区，也能见到繁盛的针叶林。

29.2.4 被子植物是当今最繁盛的植物

最早的被子植物来自白垩纪地层。到了新生代，被子植物发展成陆地植被中最重要的植物。今日，针叶林在欧亚大陆的北部占优势，而被子植物则在其他大部分地区占优势。本书在第 3 篇对被子植物的结构、发育和生活史作了介绍。本节仅做一些补充。

被子植物的生活史与裸子植物相比较，有如下一些特征：① 在传粉方式上，裸子植物是风媒的，而绝大多数被子植物是虫媒的(也有少量是风媒和水媒的)。由于花的颜色和结构同传粉的昆虫、鸟类之间形成巧妙的相互适应，虫媒传粉是比风媒传粉更为有效的传粉方式。② 被子植物的大孢子叶闭合而形成心皮，胚珠包在心皮的子房中，而不是裸露在外。种子成熟时，子房壁发育成果皮。果皮常有鲜艳的颜色，并含有丰富的营养物质。它不是用来满足幼胚发育的需要，而是用来引诱动物帮助传播种子的。③ 被子植物常常在传粉后 12 h 内受精，在几天或几周内产生出种子。而裸子植物从传粉到种子形成通常要一年以上的时间。④ 被子植物是双受精的，胚乳是三倍体或多倍体的，裸子植物仅有卵和精子的结合，胚乳是单倍性的。⑤ 被子植物的雌、雄配子体不但寄生于孢子体而且进一步简化。雄配子体成熟时仅由 3 个细胞(一个粉管细胞、两个精子)组成，原叶细胞、体细胞和柄细胞不再出现。雌配子体成熟时一般有 1 个卵细胞、2 个助细胞、3 个反足细胞和含有 2 个极核的中央细胞，颈卵器不再出现。⑥ 孢子体组织分化细致，生理机能效率

高。例如,在无种子维管植物和裸子植物中,管胞兼有运输水分和机械支持的功能,但它的结构对于完成这两种功能都是不够理想的。到了被子植物,绝大多数具有导管,伴随着导管的是纤维,这二者都从管胞发展分化而来。导管的管腔增大,导管分子之间的横隔消失,使水分运输畅通无阻;纤维的细胞壁加厚,成细长形,机械支持能力强。因此,被子植物的运输和支持功能均优越于其他维管植物。

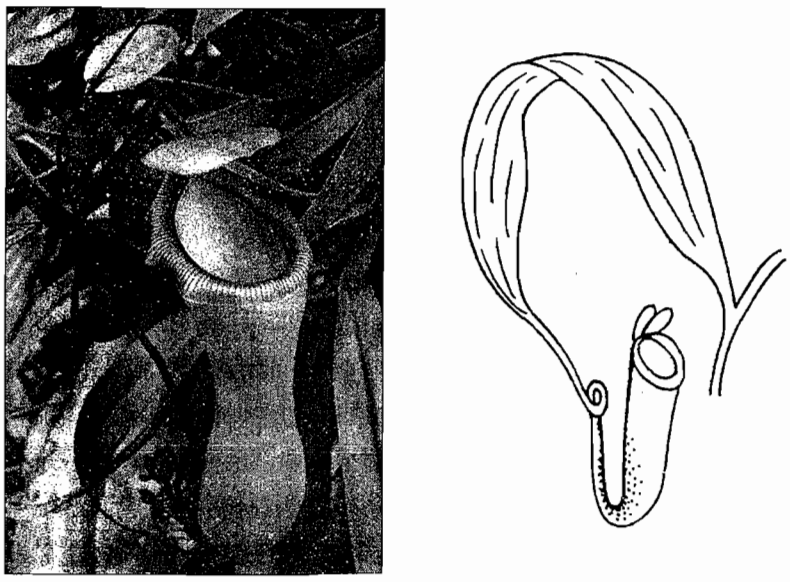
今日,裸子植物的针叶林供给人们以木材和纸张,而被子植物则供给人们几乎全部食物和很大一部分纺织用的纤维。禾谷类作物如小麦、水稻、玉米、燕麦和大麦,果树如苹果、桃、柑橘,纤维作物棉花和亚麻等都是被子植物。用于防风固沙,水土保持等方面绿化用的树木和草本植物大多数也是被子植物。被子植物和人类生活有着十分密切的关系。

29.2.5 重新适应水生和异养的植物

在第17章,我们给植物下了一个定义:植物是适应于陆地生活的多细胞的进行光合作用的真核生物。在这里,"适应陆地生活"是针对在长达4亿年的时间里,整个植物界的进化趋势而言的。生物进化并没有预设的目标、方向或者路线。当适应陆生是植物界的主要进化趋势时,并不排斥一小部分重新适应水生,它们是由陆生祖先演化而来。莲(*Nelumbo nucifera*)是一种常见的水生被子植物(图29.7)。在它的根状茎中有6至9个气腔。在水生植物中,这一类细胞间隙能够形成一个完美的系统,从叶到根连成一片,它不仅为水下器官提供氧气,也给植物以浮力和支持的力量。

图29.7 莲

在进化过程中,有一些植物在保留光合自养的同时,竟发展出异养功能。猪笼草(*Nepenthes*)是一种食虫植物(图29.8)。它的叶子由叶柄、叶状部、丝状部、瓶状部组成。叶状部具有正常的光合功能,而瓶状部则特化为捕虫器。瓶的上缘延伸为盖,瓶中有液体,其中含有由瓶内壁腺体分泌的蛋白酶。小虫落入瓶内,瓶口被小盖所遮蔽,水中的蛋白酶将小虫消化掉,被吸收为有机氮源,以补充无机氮的不足。也有些植物能寄生在另一些植物上,如桑寄生科(Loranthaceae)的植物多为半寄生的,以吸器从宿主的树枝或者根部吸取养分和水,常常能使宿主枯死。



(a) (b)

图29.8 猪笼草(a)及捕虫器(b)的形态示意图

29.3 真菌多样性的进化

29.3.1 真菌是生态系统中重要的分解者

在生物界的系统树上，从原生生物中演化出3个多细胞真核生物的谱系和类群。一是植物界，它是营光合自养的生物，在生态系统中是生产者；一是动物界，它是营吞咽式异养的，是消费者；还有一种就是真菌界，营吸收式异养，是分解者。根据化石纪录，真菌出现于9亿年前的元古宙晚期。在4.3亿年前，某些真菌伴随着植物来到陆地。在以后的1亿年里，真菌的3个主要类型已经确立，它们是接合菌(Zygomycetaes)、子囊菌(Ascomycetaes)和担子菌(Basidcomycetaes)。

真菌的细胞内不含叶绿素，也没有质体，营寄生或腐生生活。真菌贮存的养分主要是[肝]糖原(liver starch)，还有少量的蛋白质、脂肪以及微量的维生素。多数真菌有细胞壁，其主要成分为壳多糖(chitin)。除少数单细胞真菌(酵母)外，绝大多数真菌的生物体由菌丝(hyphae)构成。有些菌丝是一个长管形细胞，具有许多核，是谓无隔菌丝。有些菌丝中有横隔，把菌丝隔成许多细胞，每个细胞内含1或2个核，是谓有隔菌丝。菌丝经反复分枝形成网络，称为菌丝体(mycelium)(图29.9)。

菌体以菌丝作为基本构造是和它的营养方式相适应的。真菌是吸收式异养的，它分泌多种水解酶到体外，把食物中的大分子分解成可溶的小分子，然后借助菌丝内较高的渗透压予以吸收。组成真菌细胞壁的壳多糖，是一种由含氮糖组成的柔韧的多聚物。长而细的菌丝，可以发育出巨大的表面积，有利于分泌水解酶到食物中并吸收养料。菌丝的顶端可侵入到植物细胞中或者生长在细胞之间。无论是营腐生生活，渗入到死去的植物体中，还是作为寄生者去感染生活的植物，或者作为共栖者参与菌根的组成，菌丝都能分泌水解酶消化掉植物的细胞壁，并生长到细胞中去。真菌能集中自身的资源用于菌丝的生长，以极快的速率延伸到食物源。在一天内，一个菌丝体可以生长出长达1 000 m的菌丝。一个蘑菇可以一夜长到它的最大体积。

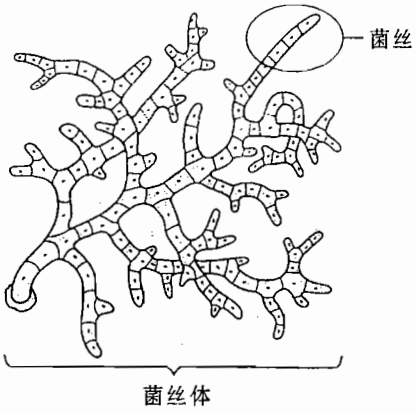


图29.9 真菌的菌丝体

29.3.2 接合菌的有性过程是通过配子囊的接合而完成的

黑根霉(*Rhizopus*)是一种常见的接合菌。馒头、面包上黑色的毛样霉斑就是黑根霉。它的菌丝体由无隔菌丝组成。核为单倍性的。菌丝在基质表面匍匐生长，有假根伸入基质吸收营养。无性生殖时，与假根相对的一面，长出直立菌丝，顶端膨胀成孢子囊。成熟孢子呈黑色，散落后萌发出新的菌丝体。黑根霉有两种不同的交配型(mating type)，在书中常常分别用"+"和"-"来表示。当环境条件恶劣时，黑根霉进行有性生殖。邻近具有不同交配型的菌丝体各长出一短枝。短枝顶端膨大，用横隔隔离出若干单倍性的核，成为配子囊。不同交配型的配子囊相互接触，它们连接处的细胞壁消失，两个配子囊成为一个细胞，原生质融合称为胞质融合(plazmogamy)。然后不同交配型的核两两融合，形成二倍体的接合孢子(zygospore)，称为核融合(karyogamy)。成熟的接合孢子囊具有厚壁，壁上有疣状突起。此时接合孢子囊进入休眠，借以抵抗干旱气候及其他严峻的环境条件。在条件适宜时，中止休眠，厚壁破裂，生出一菌丝，在其顶端生一孢子囊。其内二倍体的核经减数分裂产生多个单倍的"+"、"-"孢子。孢子囊壁破裂，孢子散出，萌发成新的菌丝体(图29.10)。

29.3.3 子囊是子囊菌的有性生殖器官

火丝菌(*Pyronema*)是常见的子囊菌。它的菌丝为有隔菌丝，多分枝。无性生殖以分支菌丝的顶端产生分生孢子(conidia)来完成。有性生殖时，一些菌丝的

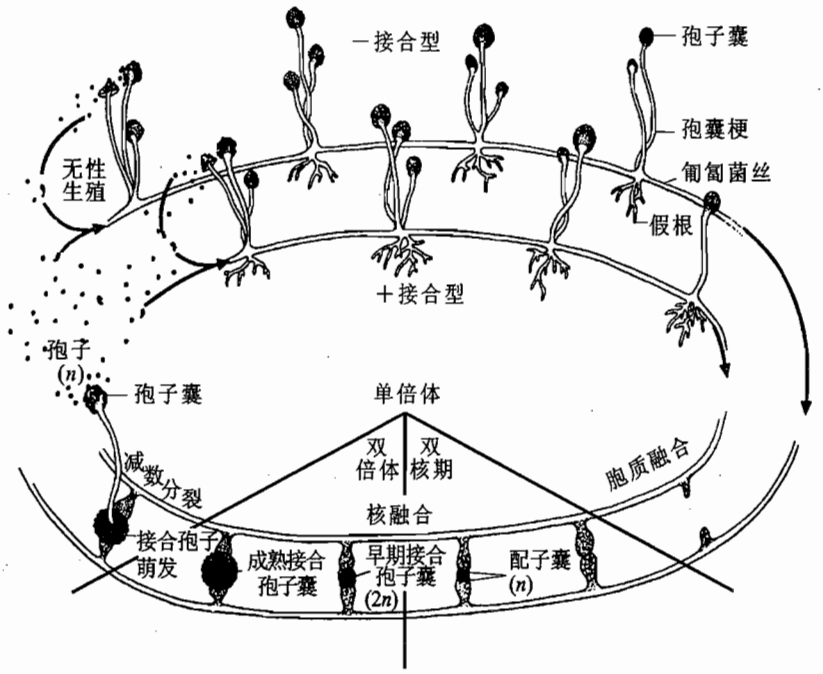


图 29.10 黑根霉生活史

顶端膨大,分别产生出多核的精子囊和产囊体。产囊体上有一条弯管状的受精丝。当受精丝和精子囊接触时,细胞壁融解形成一小孔,精子囊中的细胞质和核流入产囊体。这时,产囊体中有分别来自精子囊和产囊体的2种核,但没有发生核融合。由产囊体产生出产囊菌丝。产囊菌丝分枝并产生横壁,形成许多细胞,每个细胞具一对核。产囊菌丝和单核的营养菌丝共同形成子囊果(ascocarp)。在子囊果中,产囊菌丝分枝的顶端不断产生出子囊母细胞。在此细胞中,雌雄核融合成为二倍体的合子,随即进行一次减数分裂和一次有丝分裂,形成8个子核。以后,每核周围的细胞质彼此分离并分泌一壁,成为孢子。子囊母细胞因此而变成含有8个子囊孢子(ascospore)的子囊(ascue)。在产囊菌丝形成子囊果时,单核的营养菌丝也在其中生长成网,并有菌丝渗入到子囊之间,形成细长的隔丝,二者共同组成子囊果。子囊和隔丝排为子实层。子囊成熟时,囊内发生很大压力,将子囊孢子射出(图29.11)。

子囊菌是真菌中物种数量最多的一类。许多物种是我们熟知的,并同人类生活有密切的关系。如在酿酒和食品发酵中广泛应用的酵母菌(yeasts),遗传学中作为研究材料的链孢霉(*Neurospora crassa*),提取青霉素用的青霉(*Penicillium*)、著名的中药材冬虫夏草(*Cordyceps sinensis*),以及危害禾谷类作物的白粉菌(*Erysiphe*),麦角菌(*Claviceps*)。来自麦角的毒物能引起坏疽、神经性痉挛、灼痛、幻觉及暂时性神经错乱乃至死亡。从麦角中提取出数种毒素,有些成分剂量很小时可作为药物,例如,一种麦角化合物可用来治疗高血压。

29.3.4 担子菌的担孢子生在担子的外面

蘑菇(*Agaricue campeotris*)是常见的可食用的担子菌。菌丝有横隔。单倍体的担孢子(basidiospore)萌发生成单倍体的单核菌丝。两条不同交配型的菌丝生长到一起,彼此结合,细胞质即行融合,但细胞核只相互靠近而不融合,形成双核菌丝体。双核菌丝的分枝末端形成担子(basidium)。担子菌中的担子和子囊菌中的子囊相当。环境中的信号,如下雨、温度变化、季节变化等,能使双核菌丝连同一些单核菌丝紧密结合,组成子实体,或称担子果(basidiocarp)。这就是我们习见被称之为蘑菇的部分。担子果上部为伞状的菌盖,菌盖下为菌柄。在菌盖下侧的表面为子实层,由棒状的担子和不育的侧丝组成。有性生殖中,担子中的双核融合,形成二倍体的合子核,随即经过减数分裂形成4个单倍性的核。此时,担子的顶端产生4个突起,每一个核分别流入一个突起中,发育成一个担孢子。担子菌和子囊菌的一个主要区别是:子囊菌的子囊孢子在子囊内形成,担子菌的担孢子却生在担子的外边(图29.12)。

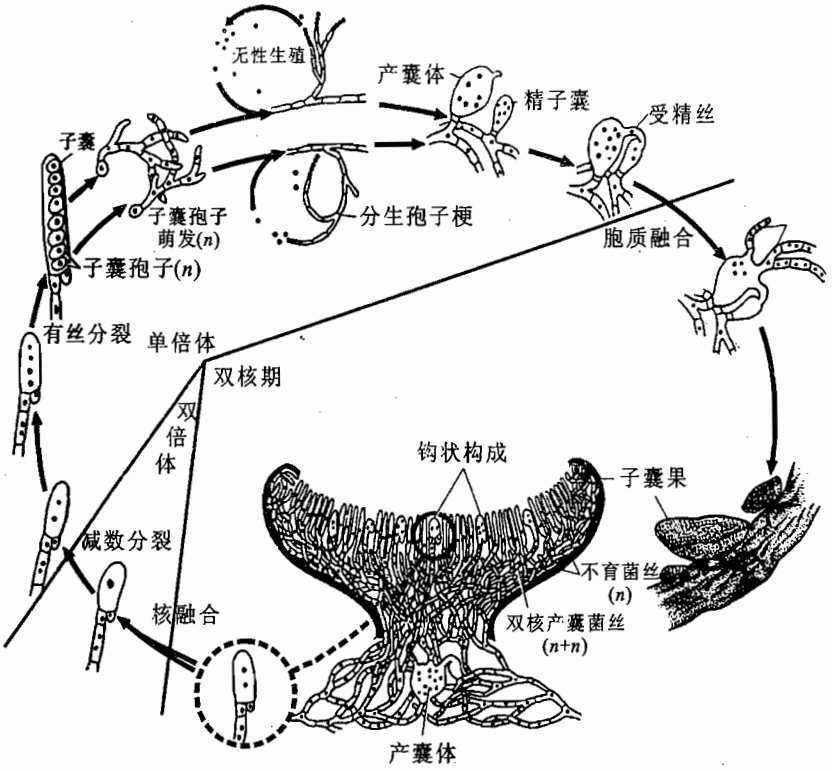


图 29.11 火丝菌生活史

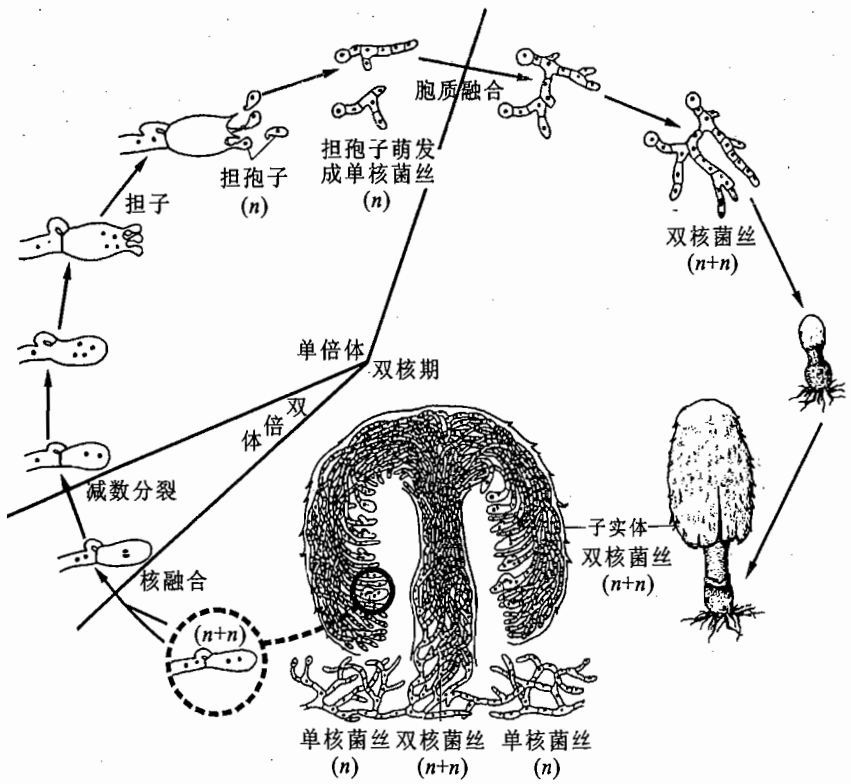


图 29.12 蘑菇生活史

纵观接合菌、子囊菌、担子菌的生活史，大多数真菌生活史有 3 个不同的时期。在单倍体时期和双倍体时期之间，还有一个独特的第三期，称为双核期，细胞中含有 2 种不同的核。当不同交配型的核（如火丝菌

和蘑菇)或雌雄核融合成合子后,随即进行减数分裂。所以它们的双倍体时期就是合子期,不存在一个双倍体的多细胞菌丝体的阶段。

很多担子菌寄生在植物体内,引起作物病害。如玉蜀黍黑粉菌(*Ustilago maydis*),菌丝寄生在玉米植株上,玉米组织受刺激,长大成瘤,其中充满黑色孢子。小麦杆锈病菌(*Puccinia graminis*)寄生于小麦、大麦上。而木耳(*Auricularia*)、银耳(*Trimella*)是著名的食用菌。灵芝(*Fomes japonicus*)是著名中药和制造保健食品的一种珍贵的基础材料。

29.3.5 地衣是生物扩展生存领域的先驱

在干燥的岩石或树皮上,常有灰白、暗绿、淡黄、鲜红等多种颜色的生物,看起来干枯而无生气,其实生命力极强,这就是地衣(Lichens)。

地衣是真菌和绿藻(或蓝细菌)的共生体(图 29.13)。参与组成地衣的真菌大多是子囊菌,也有担子菌。真菌从它的光合自养的伙伴那里得到营养物质,而绿藻(或蓝细菌)从真菌那里得到水和矿物质,并受到保护,防止水分的过度蒸发。这种互惠共生的关系,使它们能在很严峻的环境条件下生长。在没有土壤的环境中,植物很难生存,地衣可生长在极小的岩石裂缝中,并能促使岩石风化而成为土壤。地衣常常是生物占领新陆地的先锋。

在极度干燥的条件下,地衣可以脱去水分,停止光合作用,进入休眠状态,这时仅仅有极微的呼吸作用。下雨了,或条件好转,地衣会很快地吸收水分,以很高的速率进行光合作用并生长。地衣可长期保持生命,有些地衣已生活了 1 000 年,比得上最古老的植物。

地衣可以进行无性生殖。一块从地衣上脱落的碎片,如果含有真菌和绿藻(或蓝细菌)二者,则可以在空气中散布到其他地方,生长出新的地衣。它们也可以单独进行生殖,包括有性和无性的生殖。地衣中的真菌有性或无性生殖的后代,必须同有关绿藻(或蓝细菌)重新组合起来,才能生存。

北极地区的地衣是北极驯鹿的主要食物。有些地衣,如石蕊(*Chadonia*),可用作酸碱指示剂。

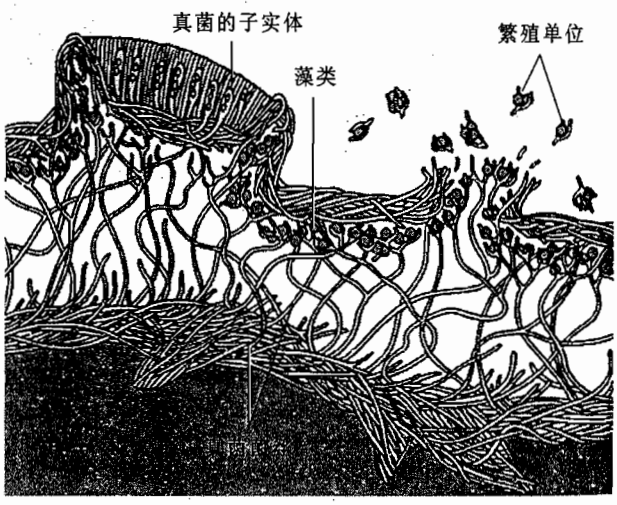


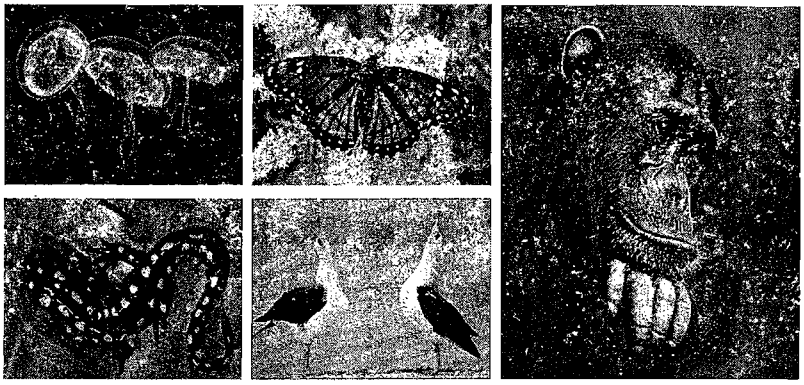
图 29.13 地衣——真菌和绿藻的共生体
(引自 Campbell 等,2000)

思考题

1. 为什么在苔藓植物中没有高大的植物体?
2. 图 29.4 中哪些特征是植物界的祖征,哪些是共有衍征,哪些是独征,为什么?
3. 维管植物是如何适应陆地生活的?
4. 为什么可以将无种子维管植物称为植物界的“两栖类”?
5. 真菌菌丝是如何适应吸收式异养的营养方式的?

30 动物多样性的进化

30.1 动物种系的发生
30.2 无脊椎动物多样性的进化
30.3 脊索动物多样性的进化



多种多样的动物

什么是动物?

动物是真核的,多细胞的,没有细胞壁的异养生物。这个定义可以将动物与其他四界生物(原核生物、原生生物、真菌、植物)区别开来。

首先,"真核的生物"将动物与原核生物区分开来。其次,"多细胞的生物"又将动物与大多数原生生物区分开来,因为它们是单细胞的。再次,"异养的生物"将动物与植物和植物样原生生物(藻类)区分开来,因为它们是光合自养的。最后,"没有细胞壁的生物"将动物与植物、真菌和藻类区分开来,因为它们都有细胞壁。因此,我们可以用四个特征将动物与其他四界的生物区分开来。

当然,动物还有其他的特征。

动物靠吞食获得营养素。这种营养方式与真菌不同。真菌是把水解酶分泌到体外消化食物后再吸收到体内。动物是将其他的生物吞食到体内的消化管,分泌水解酶将其消化,然后吸收之。

绝大多数动物有肌肉细胞和控制它们的神经细胞,这些细胞使动物能自由运动,至少在生活史的某一阶段具有运动能力,增强了动物的摄食、交配、御敌、逃避等能力。

多数动物行有性生殖,有复杂的胚胎发育过程。高等动物受精卵的早期发育一般都要经过桑葚胚、囊胚、原肠胚、中胚层与体腔发生等阶段,出现外胚层、内胚层和中胚层三个胚层(见16.3.2 动物胚胎发育的一般模式)。许多动物的生活史中还有幼虫期。幼虫是动物性成熟前的一个阶段,它的形态结构与成体明显不同,食性和栖息地也可能不同。幼虫要经过变态(metamorphosis)过程才能由幼虫转变为成体。

动物界包括30多个门,70多个纲,350多个目,已知的种类超过150万种,估计现存的动物种类大大超过此数。

30.1 动物种系的发生

这么多种类的动物是从哪里来的？现在有证据表明这么多种的动物很可能是从一个共同的祖先进化而来的。首先，这些动物的5S和18S rRNA相同，提示所有的动物有一个共同的祖先。再者，所有的动物都有相同的细胞外基质（extracllular matrix，ECM）分子。这些分子构成动物的结缔组织，形成所有动物都有的上皮细胞的基膜。动物的共同祖先很可能是从远古的群体原生生物进化而来的。

前寒武纪的海洋中出现了动物的共同祖先群体原生生物。大约在六、七亿年前前寒武纪的晚期就已出现了各种各样的动物。在寒武纪初期，在相当短的地质年代中，动物迅速地多样化，现在我们看到的动物的主要体型都已经出现了。生物学家根据古动物化石、比较解剖学和胚胎学的证据以及现代分子生物学的方法，描述出动物多样性进化的轮廓。

首先，是否具有真正的组织是衡量动物进化水平的第一个标准。这一标准将多孔动物（海绵）与其他的动物区分开来。多孔动物虽然也是多细胞生物，也有几种细胞，但是它的众多的细胞并没有形成组织，例如其他动物都有上皮组织，多孔动物没有。

其次，体型的对称性也是一个标志。动物的对称类型有两种：辐射对称（radial symmetry）和两侧对称（bilateral symmtry）（图30.1）。例如车轮就是辐射对称的，通过车轮中心的任何切线都会将车轮切成两个镜像。刺胞动物（又称腔肠动物）就是辐射对称的动物，多孔动物除外的其他的动物都是两侧对称的动物。两侧对称的动物只有一条切线能将动物分成两个镜像，如海龟。辐射对称的动物多是浮游生物或营固着生活。两侧对称的动物运动能力强，两侧对称是对快速运动的适应。运动时一般头部向前，最先接触各种外界刺激，因而头部形成了神经中枢。

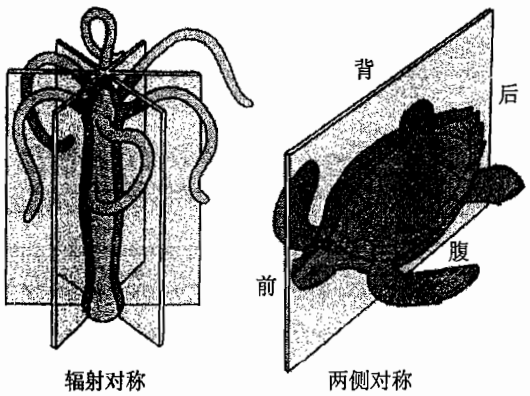


图30.1 辐射对称（水螅）与两侧对称（海龟）（仿 Mader，2001）

第三，体腔（coelom）的出现增加了动物的复杂性。体腔是动物体内充满体液的空间。两侧对称的动物中一部分没有体腔（如扁形动物），有中胚层填充在外胚层与内胚层之间。但大部分两侧对称的动物有体腔。具有体腔使内部器官能独立生长和自由活动。体腔又分假体腔（pseudocoel）与真体腔。假体腔动物（如线虫）的体腔并没有完全被中胚层覆盖。真体腔动物的体腔是从中胚层的中间发展起来的，完全被中胚层所覆盖（图30.2）。

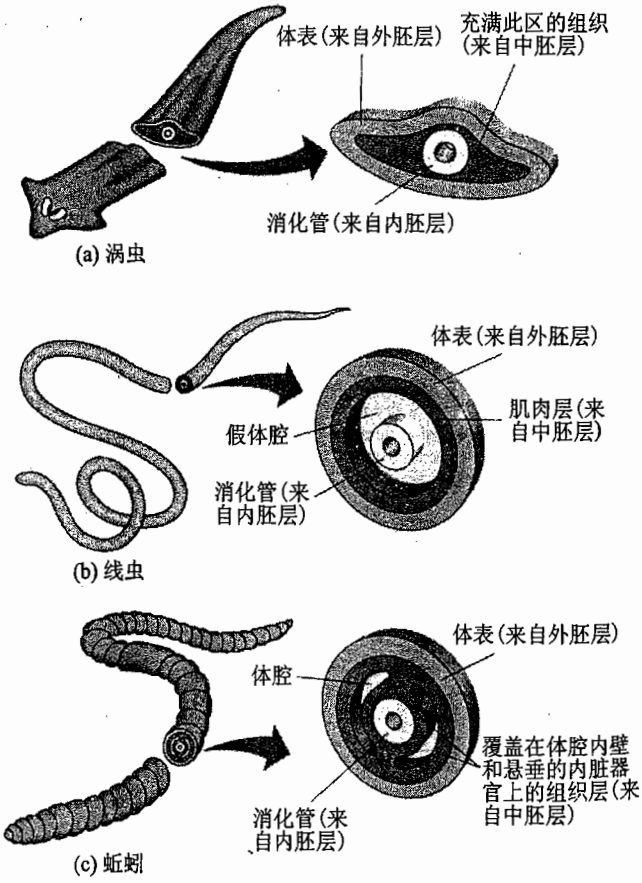


图30.2 动物的体腔（仿 Campbell 等，2000）

第四，分节（metamerism）的出现使真体腔动物又分出不同的类型。分节是指身体沿纵轴分成许多相似的部分，每一部分称为一个体节（segment）。动物身体的分节不仅是从外部形态上可以区分，而且内部器官的排列上也分节，例如环节动物的排泄系统、神经系统、循环系统等都是按体节重复排列的。体节的出现使动物身体的运动更加灵活，而且不同部位的体节会

出现功能上的分工。

第五,原口与后口的区分。在真体腔动物中大部分动物属于原口动物,它们的口是由原肠胚的胚孔发展而成的(见图 16.16);但另一部分动物的胚孔发展成肛门,而原肠的另一端发育成口,称为后口。后口动物包括棘皮动物和脊索动物。

根据上述的这些动物进化的标志,可以将动物界的主要类群及其关系列表如下(图 30.3):

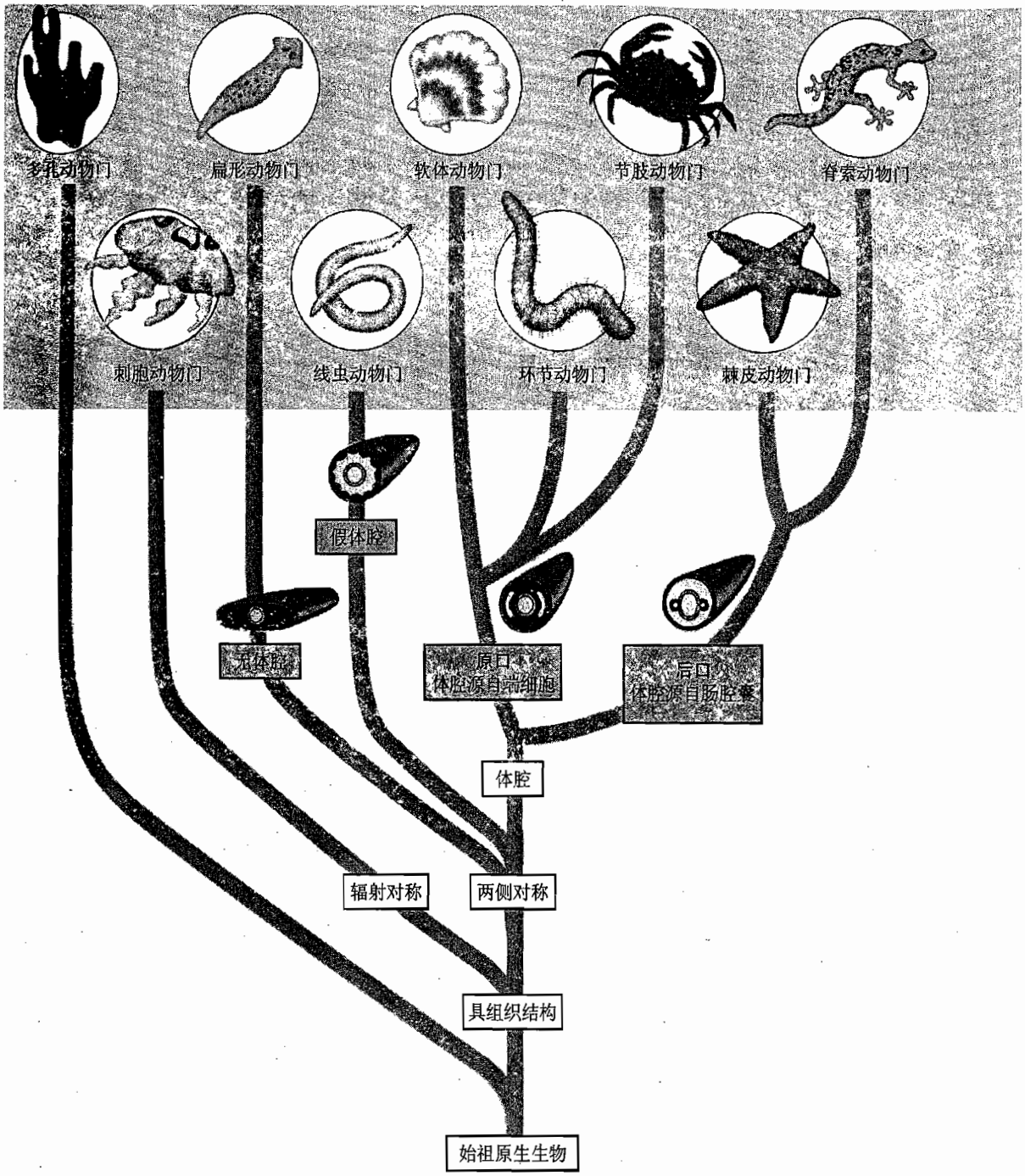


图 30.3 动物界的系统树(仿 Campbell 等,2000)

多孔动物门(Porifera)
2 胚层辐射对称动物
刺胞动物门(Cnidaria)
3 胚层两侧对称动物
无体腔动物(acoelomate)
扁形动物门(Platyhelminthes)
假体腔动物(pseudocoelomete)
线虫动物门(Nematoda)
真体腔动物(eucoelomete)
不分节动物(unmetameric)
软体动物门(Mollusca)
分节动物(metameric)
原口动物(Protostomia)
环节动物门(Annelida)
节肢动物门(Arthropoda)
后口动物(Deuterostomia)
棘皮动物门(Echinodermata)
脊索动物门(Chordata)

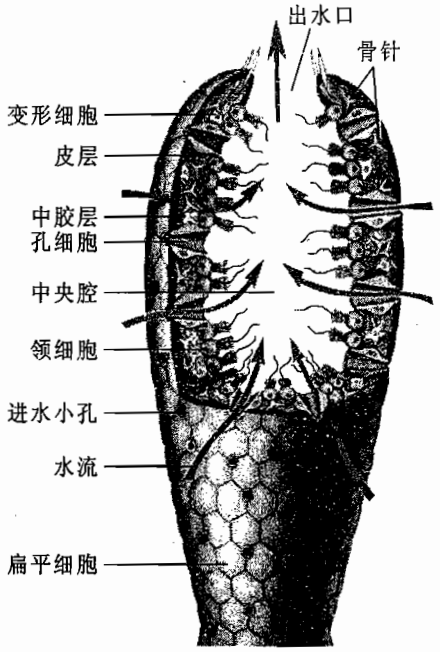


图 30.4 多孔动物的基本结构
(仿 Campbell 等,1996)

30.2 无脊椎动物多样性的进化

30.2.1 身体结构简单的多孔动物

多孔动物又称海绵动物(Spongia),是多细胞动物,绝大多数生活在海洋中,所有的多孔动物都营固着生活。迄今已知多孔动物有 8 000 余种,其中有 150 多种生活在淡水里,如淡水海绵(Spongilla)。

多孔动物的身体像一个有许多小孔的囊状物(图 30.4)。多孔动物的体壁由两层细胞构成。外层为皮层,由单层扁平细胞(pinacocyte)组成。扁平细胞之间有一些孔细胞(porocyte)贯通体壁,带有能收缩的小孔。内层为胃层,由单层领细胞(choanocyte)组成。皮层与胃层之间有胶质,其中含有变形细胞和骨针(spicule),称为中胶层。没有神经细胞和其他的细胞之间的协调机制,海绵可以视为一个原生动物的群体。

胃层的领细胞带有鞭毛,鞭毛的运动形成水流,使水流通过孔细胞的小孔进入中央腔,再从一个大出水口流出。领细胞吞噬水流中的细菌在胞内消化,或将食物颗粒转移给中胶层中的变形细胞加以消化,并将养分转输给其他的细胞。

多孔动物的成体没有运动能力,因此呼吸、摄食、排泄、生殖等生理功能都要依靠进出身体的水流来实现。

多孔动物的无性生殖有两种方式:一种是出芽生殖,另一种是形成芽球(gemmule)度过恶劣的环境。有性生殖时精子随水流经中央腔排出体外,再进入其他个体内,与卵细胞结合受精。多孔动物的胚胎发育等方面与其他多细胞动物显著不同。一般认为多孔动物是多细胞动物进化中的一个侧支。

30.2.2 辐射对称的动物——刺胞动物

刺胞动物门身体出现了固定的辐射对称体制,有水螅型和水母型两种基本形态。水螅型适应固着生活,中胶层较薄,身体呈圆筒状,用身体下端的基盘固着,另一端是周围有触手的口。水母型适应漂浮生活,呈伞状,中胶层比较厚。刺胞动物开始出现了组织分化。若将多孔动物看作多细胞动物进化中的一个侧支,那么刺胞动物就可能是多细胞动物中最为原始的一类。

刺胞动物的体壁由外胚层、内胚层和两层细胞之间的中胶层构成(图 30.5)。外胚层含有 4 种细胞:① 上皮肌细胞(epitheliomuscular cell)是基部含有肌原纤维的上皮细胞;② 腺细胞(gladular cell)可以分泌黏液帮助动物捕食或附着;③ 间细胞(interstitial cell)可分化成其他皮层细胞和性细胞等;④ 刺细胞(cnidoblast)外端有刺针(cnidocil),内部有细胞核和刺丝囊

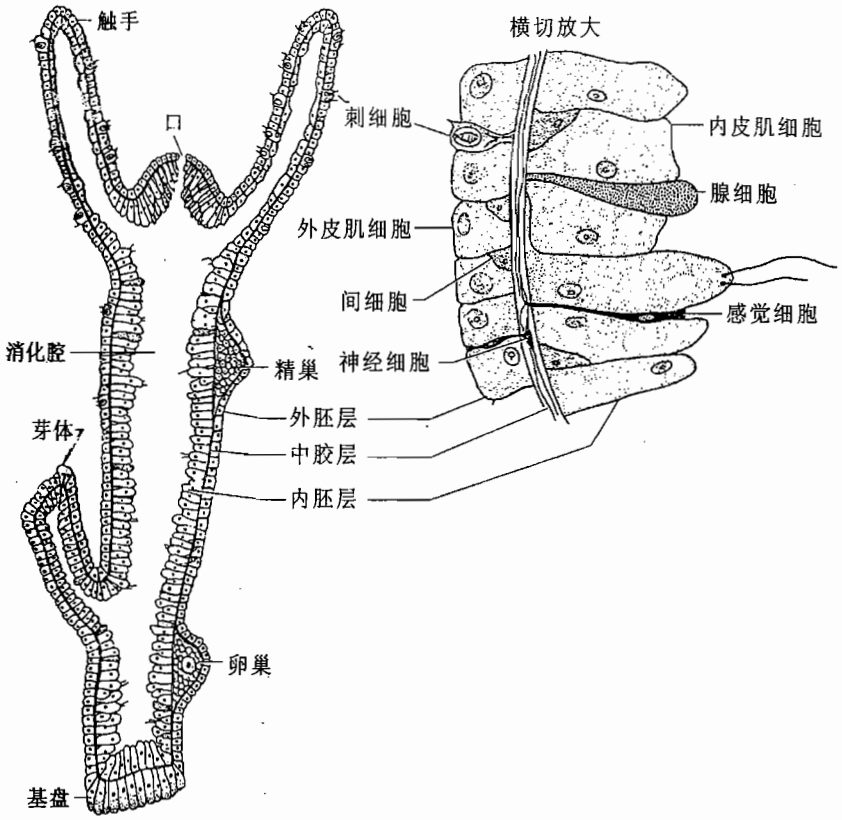


图 30.5 刺胞动物的身体结构

(nematocyst),囊内有细长而中空的刺丝。当刺针受刺激时,刺丝便向外翻出,可以把毒液射入捕获物体内(图 30.6)。内胚层中主要有内皮肌细胞和可以分泌消化酶的腺细胞。

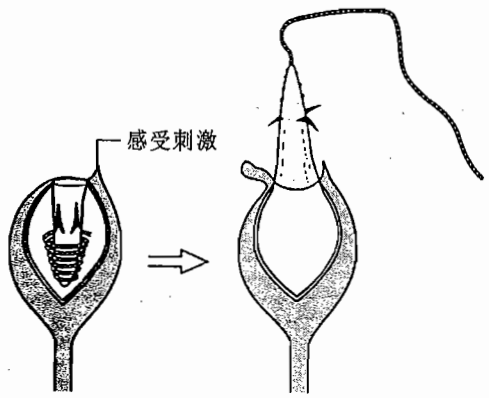


图 30.6 腔肠动物的刺细胞

体壁围绕消化循环腔 (gastrovascular cavity),消化腔可以进行细胞外消化并将消化后的营养物输送到全身,不能消化的食物残渣由口吐出。

刺胞动物中胶层中的神经细胞彼此互相联络成网状,称为网状神经系统(图 13.8)。

刺胞动物绝大多数为群体,生活在海洋中,少数生活在淡水中,为单体,如水螅(hydra)。现存 11 000 余种。

30.2.3 最简单的两侧对称动物——扁形动物

扁形动物门的身体形成了两侧对称的体制,自由生活的种类广泛分布在海洋和淡水中,其中少数在陆地上的潮湿土壤中生活。它们都有外胚层、内胚层和中胚层 3 个胚层,在体壁和消化管之间没有体腔,身体出现了器官系统。

扁形动物身体通常背腹扁平;外胚层形成的表皮和中胚层形成的肌肉共同形成了体壁。体壁包裹全身,既有保护身体的作用,又有运动的功能。

扁形动物出现了消化系统,包括口、咽、肠,但无肛门。自由生活种类的消化管多有分支,很多寄生生活的消化管比较简单,内寄生的绦虫消化系统则完全退化消失。

扁形动物的呼吸靠体表借扩散作用从水中获得氧,并将二氧化碳排至水中,内寄生生活的种类可以行

厌氧呼吸。扁形动物出现了原始的排泄系统。

扁形动物出现了原始的中枢神经系统，神经系统的前端形成了脑，从脑发出背、腹、侧 3 对神经索(longitudinal nerves cord)。扁形动物已出现了眼点、接受化学刺激的耳突等多种感觉器官(图 30.7)。

大多数扁形动物是寄生生活的种类，也有不少自由生活的种类。全世界约有 12 000 种，我国发现近 1 000种。常见的自由生活的种类有平角涡虫(*Planocera*)、寄生的日本血吸虫(*Schistosoma japonica*)和猪带绦虫(*Taenia solium*)等(图 30.8)。

日本血吸虫体长 10 ~ 26 mm，雌雄异体，寄生在人、牛、狗、猫等的肠系膜的静脉血管中，是我国南方地区严重危害人畜健康的寄生虫。血吸虫有复杂的生活史。雌雄成虫在人和动物体内交配，虫卵排出体外，孵化成毛蚴。毛蚴进入中间寄主钉螺体内，经过无性生殖产生大量的尾蚴。尾蚴进入水中遇到人畜便可穿过皮肤进入体内。血吸虫造成寄主肝脾肿大，肠壁受损，便中带血，发烧，消瘦，呕吐腹泻，甚至出现严重腹水等症状。全球约有 2.5 亿人受到这种疾病的困扰。

猪带绦虫的成虫寄生在许多脊椎动物，也包括人体的小肠内，可长达数米或更长。绦虫的头部有吸盘和小钩，它们使绦虫能附着在寄主的肠管内。在头部

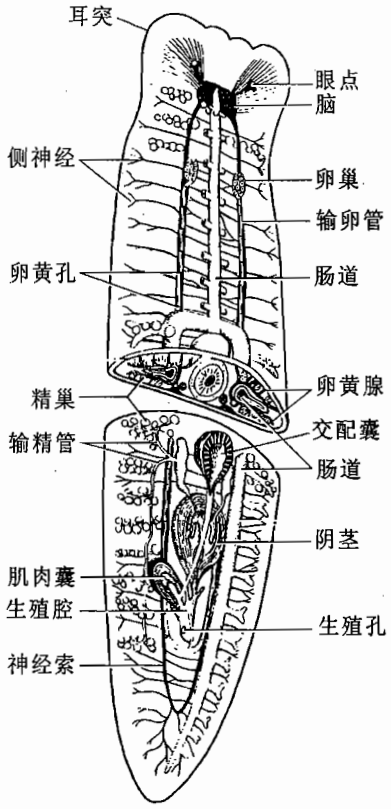


图 30.7 涡虫的结构(仿 Gamble，转引自 Engemann，1981)

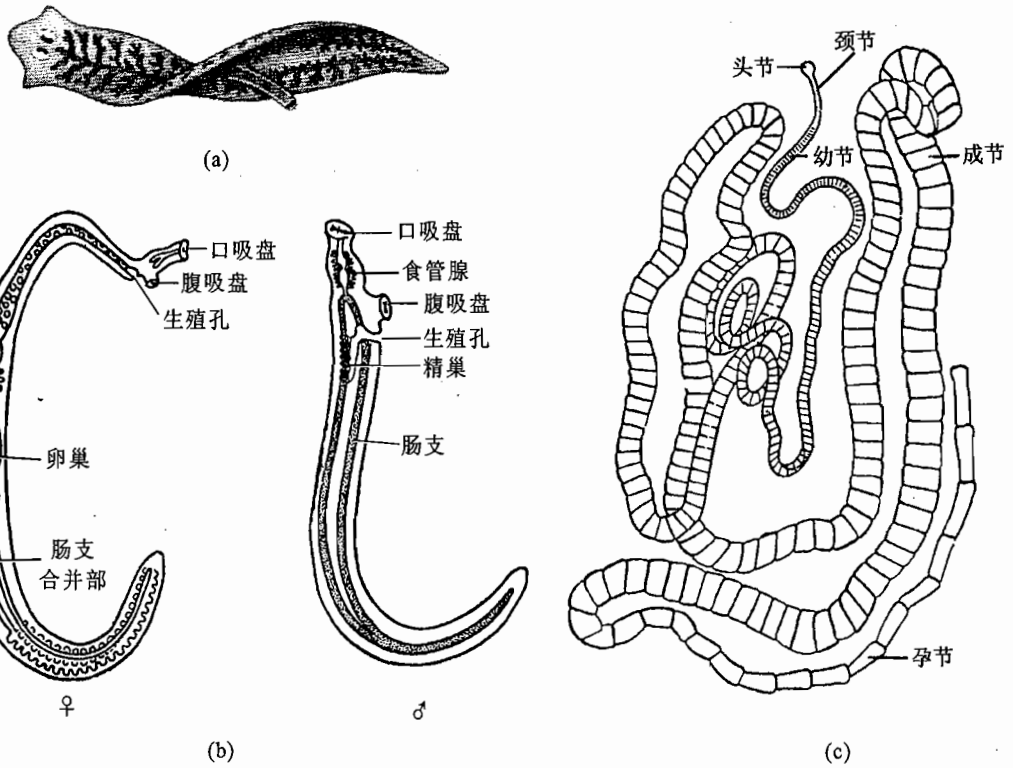


图 30.8 涡虫(a)、日本血吸虫(b)和猪带绦虫(c)(引自浙江医科大学，1973)

后面是长长的带状节片，内有生殖器官。在绦虫的后部，成熟的节片内含有数以千计的卵，节片最终脱落，随粪便排出体外。绦虫没有消化器官，它通过体表吸收寄主肠内的养分。由于它们大量吸收肠内养分致使寄主营养不良。绦虫也有复杂的生活史。猪吃了含绦虫卵的食物后，幼虫从卵中孵化出来进入猪的肠壁，随血液流到全身的横纹肌甚至其他组织，人吃了未熟的猪肉后便可患病。

30.2.4 具有假体腔和完整消化管的动物——线虫动物

假体腔动物是一个大类群，除线虫动物门外，还有腹毛动物、轮虫动物、动吻动物、线形动物、棘头动物、内肛动物、铠甲动物、鳃曳动物等门动物。

假体腔动物与无体腔的扁形动物相比，肠道与体壁之间有了空腔；体壁有了中胚层形成的肌肉层，运动能力得到明显加强；另外由于腔内充满了体腔液，使得腔内的物质出现了简单的流动循环，可以更有效地输送营养物质和代谢产物。此外，假体腔动物都有完整的消化管。消化管有口、有肛门，使动物的消化管进一步出现分工，消化后的食物残渣可以固定地由肛门排出体外，不必再返回到口吐出，消化能力得到加强。假体腔动物排泄系统仍然原始的，没有循环系统和呼吸器官（图30.9）。

假体腔动物体表有角质层，广泛分布在海洋、淡水和潮湿的土壤中，很多属于在动物和植物等体表或体内寄生的种类，给人体健康和农、林、牧、渔业的生产带来不少危害。

线虫是假体腔动物中的典型代表动物。自由生活的线虫，借体表从外界吸收氧，同时把二氧化碳排至水中；寄生的线虫可进行厌氧呼吸。

30.2.5 出现真体腔的动物——软体动物

软体动物两侧对称（或不对称），具有3个胚层和真体腔，属于原口动物，出现了所有的器官系统，而且都相当发达。

软体动物可分8个纲，其中主要的3个纲是腹足纲、双壳纲（瓣鳃纲）和头足纲。腹足纲包括鲍、马蹄螺、田螺、钉螺、蜗牛、蛞蝓等。双壳纲包括扇贝、牡蛎、河蚌等。头足纲包括鹦鹉螺、章鱼和乌贼等。

一般认为现在的软体动物是由前寒武纪的原始软体动物进化而来的（图30.10）。

软体动物的身体是软的，但它们身体外面通常包着硬壳，有些种类的壳则转化到体内。虽然软体动物的外形各不相同，但各种软体动物都具有相似的内部结构。身体分为头、足、内脏团（visceral mass）和外套膜4个部分。

内脏团（visceral mass）一般在足的背面，软体动物的消化、生殖等内脏器官都在内脏团里（图30.11）。外套膜（mantle）是软体动物身体背侧皮肤伸展而形成的，一般包裹了内脏团、鳃甚至足。外套膜与内脏团、鳃、足之间的空隙称为外套腔（mantle cavity）。外套膜外侧的表皮还可以分泌石灰质的物质，形成贝壳。

消化系统由口、口腔、胃、肠、肛门构成。肛门通常位于外套腔出水口附近，河蚌肛门的在身体后端。软体动物的食性复杂，既有肉食性的，也有取食海藻、植物的种类，还有滤食和沉积取食的种类。

软体动物靠外套膜、外套腔中体壁的突起形成的鳃，或外套膜形成的“肺”（如蜗牛）进行呼吸。

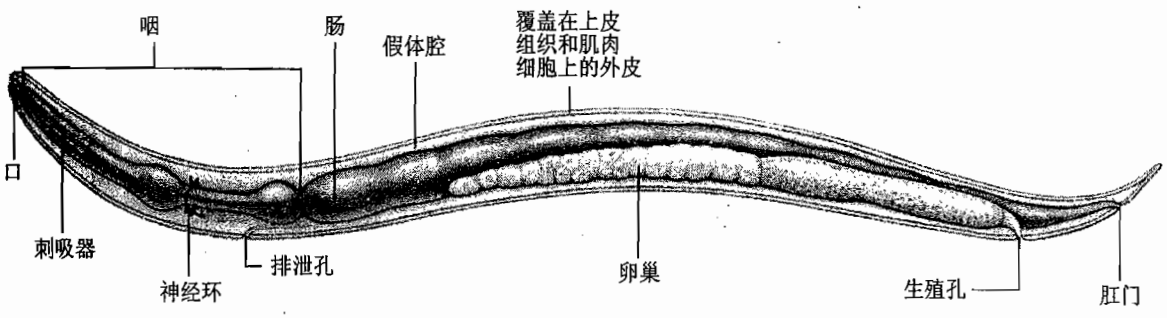


图30.9 寄生于植物根部的线虫（仿 Stavr，1997）

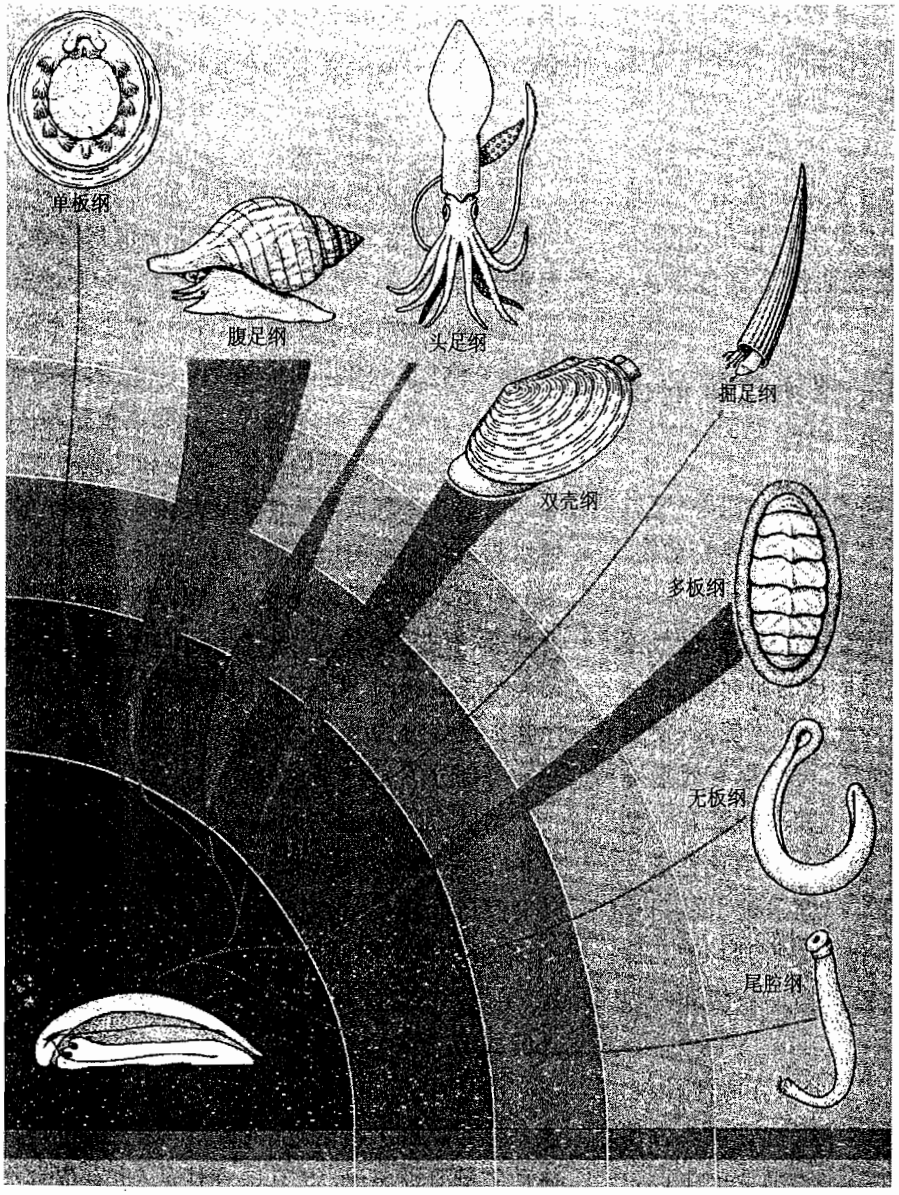


图 30.10 软体动物的进化 (仿 HicRman,1990)

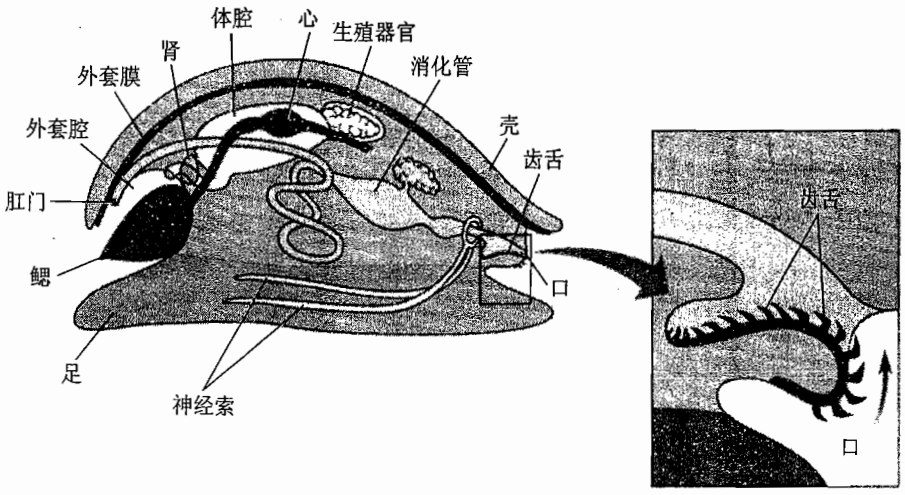


图 30.11 软体动物的基本结构 图示真体腔和完整的消化管、齿舌是一种可以往复运动的锉状结构,可将食物刮成小片(仿 Campbell 等,2000)

软体动物的真体腔一般不发达，循环系统有开管式和闭管式两种。开管式血液从心耳进入心室，由动脉流入组织间不规则的血窦，再从血窦经静脉回到心耳。闭管式的血液始终在血管中流动，如乌贼等头足类，以适应它们在水中快速捕食和躲避敌害。

软体动物的排泄器官是由中胚层和外胚层共同发生形成的，有两个开口。一个开口在围心腔（体腔）内，称肾口或内肾孔。另一个开口位于外套腔内，称肾孔或外肾孔。

典型高等软体动物的中枢神经系统包括由两条神经索连接的脑神经节、足神经节、侧神经节和脏神经节，头部有触角和眼。

软体动物海产种类常具有幼虫发育期，陆生种类则直接发育。世界上已记录的软体动物约 11.5 万种，此外还发现了大约 3.5 万种化石，是目前动物界中已知种类仅次于节肢动物的第二大类群。

30.2.6 身体同律分节的动物——环节动物

环节动物门的动物身体出现了分节，身体除头部外各体节基本相同，一些内部器官也依体节重复排列，这种分节方式称为同律分节（homonomous metamerism）；同时出现了由体壁向外伸出扁平突起的疣足（parapodium）。疣足是动物原始的附肢形式，一般每个体节一对。原始的疣足是运动器官，但由于对生活方式的适应，有的种类疣足退化，例如土壤中生活的蚯蚓体壁上就只保留了刚毛，而没有疣足了。环节动物广泛分布在海洋、淡水、土壤甚至陆地上，身体两侧对称，具有 3 个胚层，有发达的真体腔和闭管式的循环系统，身体腹部有链状神经系统（图 30.12）。

环节动物的排泄器官与软体动物的类似，多数环节动物的排泄系统为后肾。后肾一端开口在体腔内，另一端开口在下一节的体壁上。

与扁形动物和假体腔动物不一样，环节动物的神经系统是由脑（即一对咽上神经节），一对咽下神经节，连接脑和咽下神经节的围咽神经环，以及两条并行的腹神经索组成。腹神经索在每个体节形成一对神经节，成为纵贯全身的链状神经系统。

环节动物的消化管已经出现由中胚层形成的肌肉层，可以使肠道蠕动，增强消化能力。食性与环节动物的生活方法有密切关系。游走生活的多为肉食性，隐居的多为腐食性。蛭类有吸盘，多数种类为吸血的半寄生种类。

环节动物循环系统结构复杂，由纵行和环行血管及其分支血管组成。各血管以微血管网相连，血液在血管内流动，不流入组织间隙中，构成闭管式循环系统。血液循环有一定方向，流速比较稳定，提高了运输营养物质及携氧功能。

环节动物分布在海洋、淡水和陆地中。世界上目前已经记录了 9 000 多种环节动物，比较常见的种类有沙蚕、蚯蚓、蚂蟥等（图 30.13）。

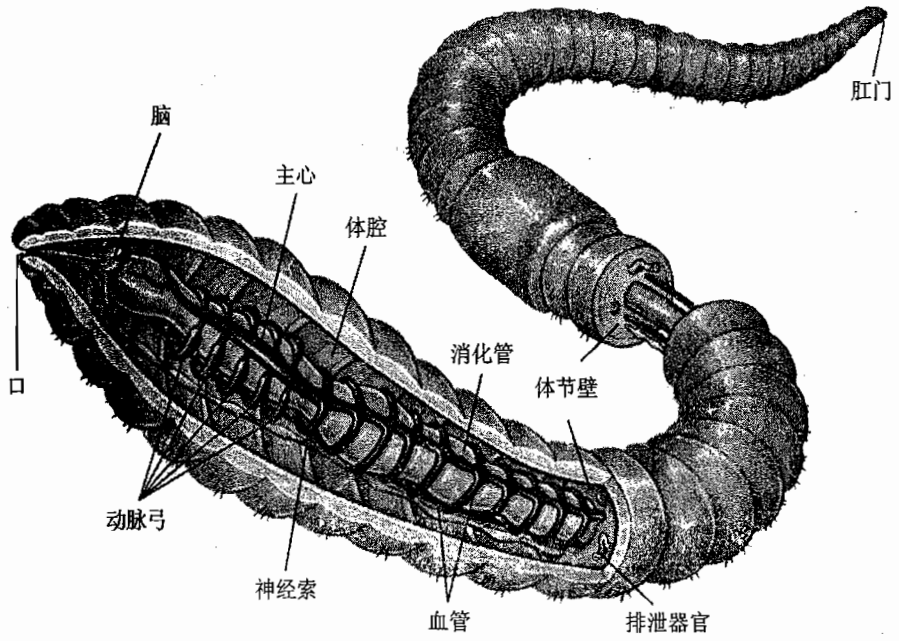


图 30.12 蚯蚓的分节
（仿 Campbell 等，2000）

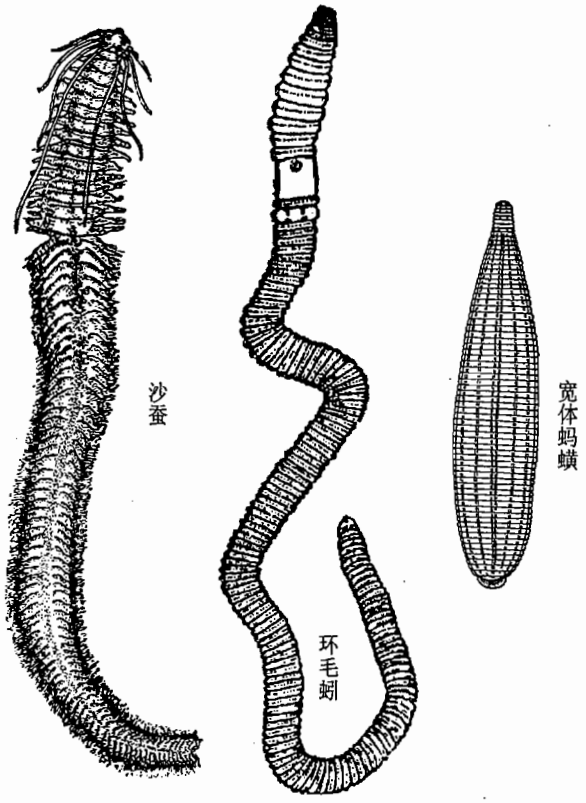


图 30.13 环节动物的代表种类

30.2.7 身体分节附肢也分节的动物——节肢动物

节肢动物门种类繁多,从深海到高山均有分布,有的甚至出现了可以飞翔的翅,是无脊椎动物中唯一真正适应陆生的动物。目前已知的节肢动物超过 120 万种,大约占动物界已知总种数的 84%。比较常见的有各类虾、蟹等水生的节肢动物,也有蜘蛛、蜈蚣、昆虫等陆生的种类。

节肢动物身体分节与环节动物的同律分节不同,是异律分节(heteronomous metamerism),即不同的体节在一定程度上愈合,形成头部、胸部、腹部等形态不同的体区,完成不同的生理机能。节肢动物有带关节的附肢,附肢形成了口器、触角、及各种类型的足(图 30.14)。节肢动物的身体表面有几丁质的外骨骼,生长过程中有蜕皮现象。体腔是混合体腔形式,血液与体液混合在一起,循环系统是开管式。

节肢动物体表有坚硬的外骨骼(exoskeleton),分为上表皮(epicuticle)、外表皮(exocuticle)和内表皮

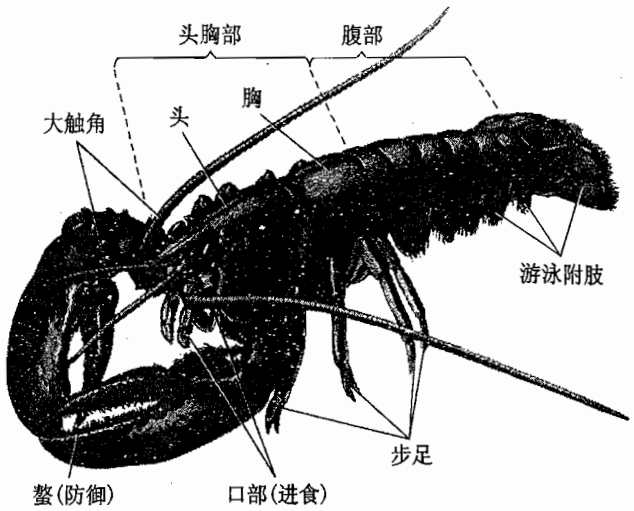


图 30.14 节肢动物(龙虾)的特征
(仿 Campbell 等,2000)

(endocuticle)3 层(图 30.15)。外骨骼可以有效地防止体内水分的散失。

由于上皮细胞分泌形成外骨骼后,外骨骼即不再增长,使身体的生长受到了限制。因此,在发育过程中节肢动物有蜕皮现象。节肢动物的肌肉附着在外骨骼的内表面或内突上,靠肌肉的收缩牵引骨板使身体运动。心脏位于节肢动物的消化管背面,属于开管式的循环系统。

水生种类的节肢动物一般用鳃呼吸或用书鳃呼

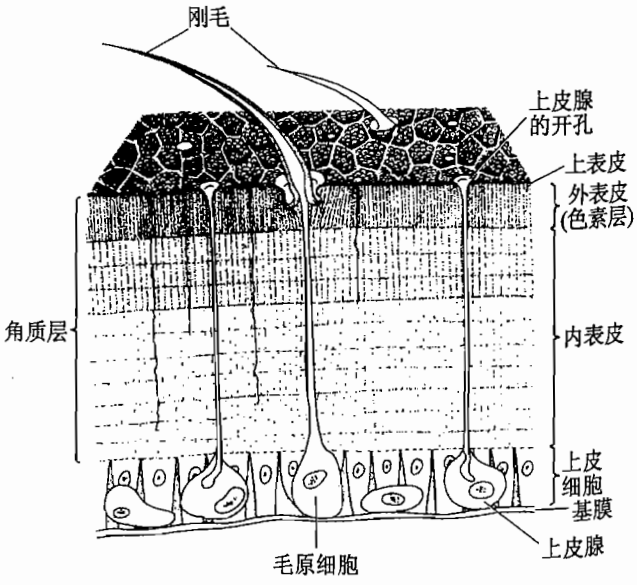


图 30.15 节肢动物的外骨骼
(仿 Hackman,1971)

吸,陆生的种类则用书肺或气管(tracheae)进行呼吸(图30.16)。鳃是体壁向外的突起,书鳃是体壁向外整齐折叠。书肺是体壁内陷折叠如书页状,以保持书肺处在湿度饱和的小环境中,以便与空气中的氧进行气体交换。无论是书鳃或是书肺都是为了增大体表与水或空气接触的表面积。

气管是节肢动物特有的呼吸器官。气管是体壁内陷分支形成的,气管内壁有角质层成螺旋排列,以保持管壁的形态。气管在体内成管状分支,一直到微气管细胞和成丛的微气管。微气管的末端充满液体,伸入到组织和细胞中,直接将氧输送到细胞。

节肢动物的神经系统、消化系统以及排泄器官(马氏管)如图30.17所示。

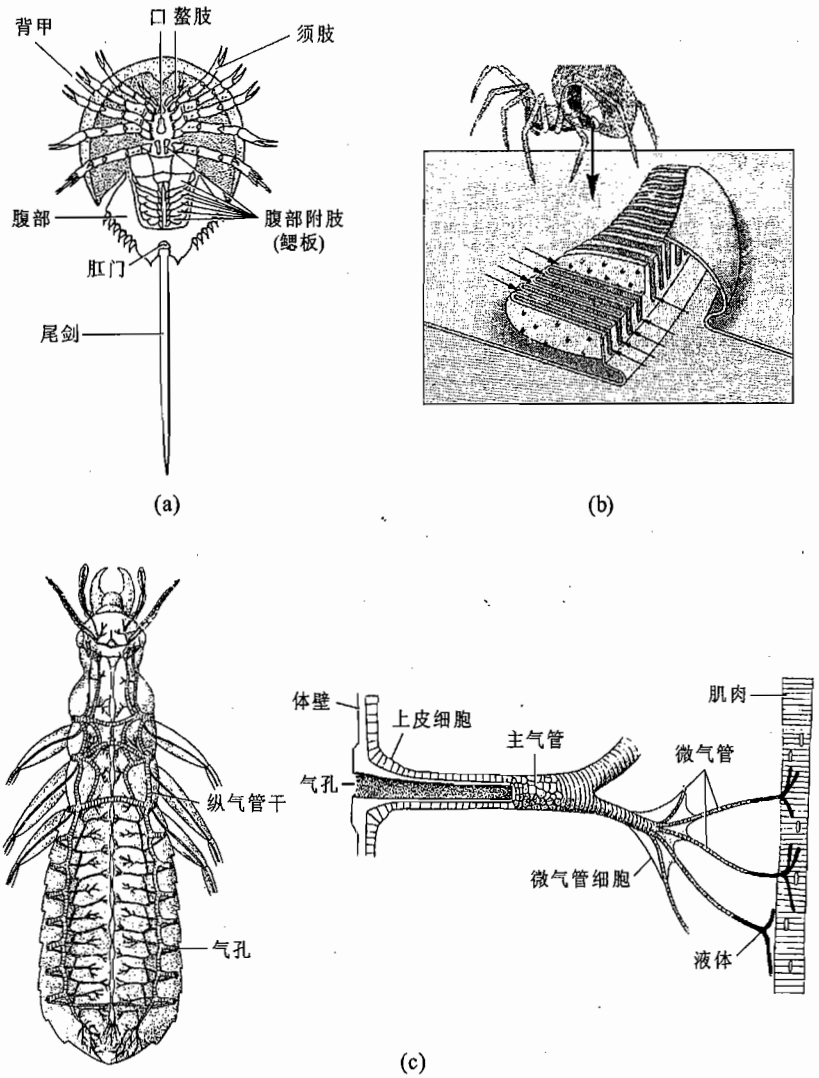


图30.16 节肢动物的呼吸器官 (a)鲎的书鳃。(b)蜘蛛的书肺。(c)气管(c仿Ross,1965)

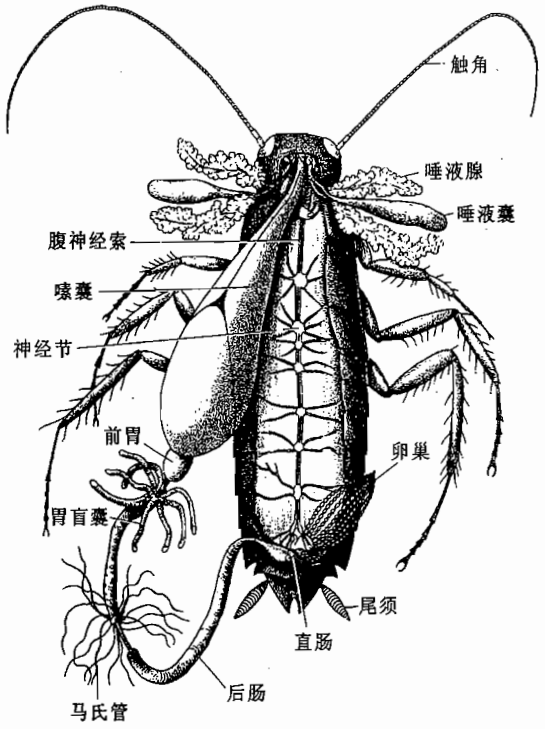


图 30.17 节肢动物的神经系统消化系统和排泄器官
(引自 Barnes 1987)

多数节肢动物都有多次蜕皮的现象,发育过程中常有变态(metamorphosis)现象。昆虫中主要有3种变态形式(图 30.18)。① 无变态(ametabola),幼虫和成虫相比除身体较小和性器官未成熟外,没有更多的差别,且发育为成虫后仍蜕皮生长,如衣鱼等。② 不完全变态(heterometabola),它又分为渐变态(gradual metamorphosis)和半变态(hemimetabola)两种。渐变态种类除翅和生殖腺未发育外,幼虫形态与成虫差别不大,生活环境和习性也相同,称为若虫(nymph),例如蝗虫。半变态的幼虫的形态和习性与成虫不同,生活环境也不一样,称为稚虫(naiad)。例如蜻蜓和蜉蝣的幼虫在水中生活,有气管鳃和翅芽,蜕皮为成虫时,由水生转到陆生,气管鳃消失,翅长成。③ 完全变态(holometabola),幼虫形态与成虫差别很大,还有一个不取食不活动的蛹期。家蚕、金龟子、蜜蜂等 88% 的昆虫都属于完全变态。

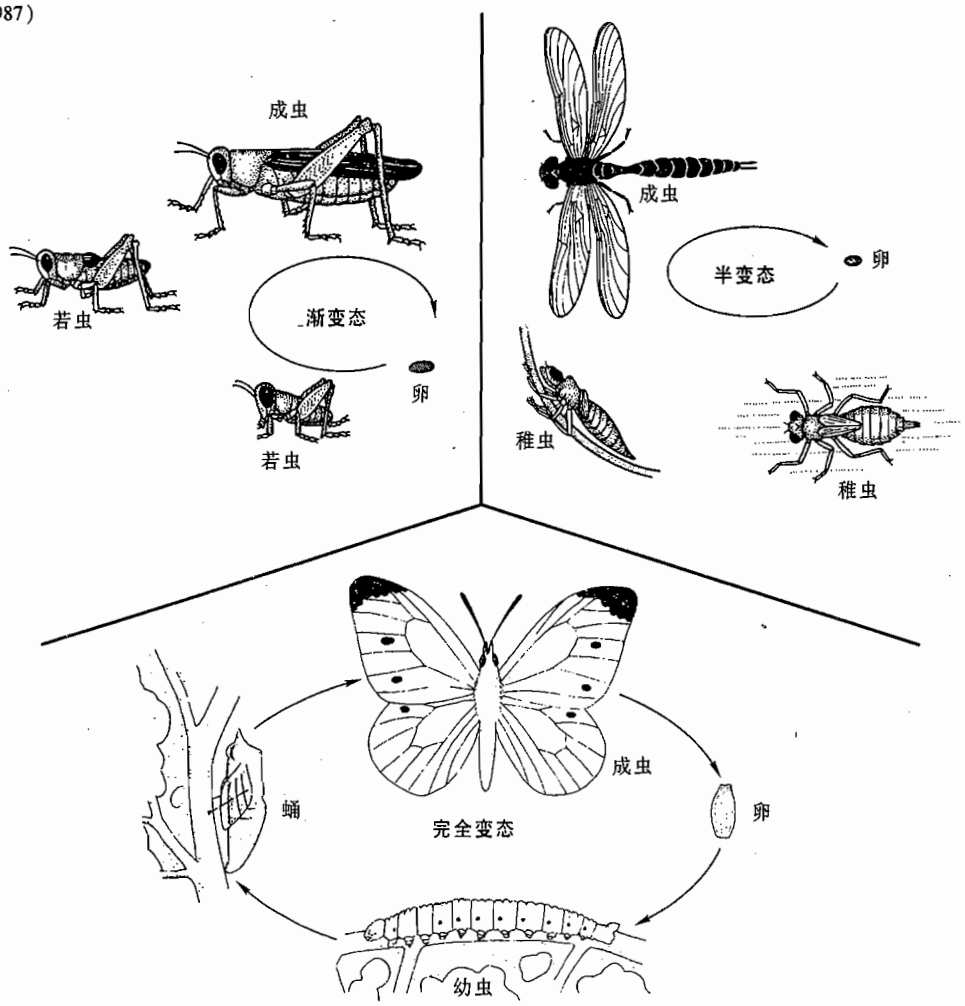


图 30.18 昆虫的变态

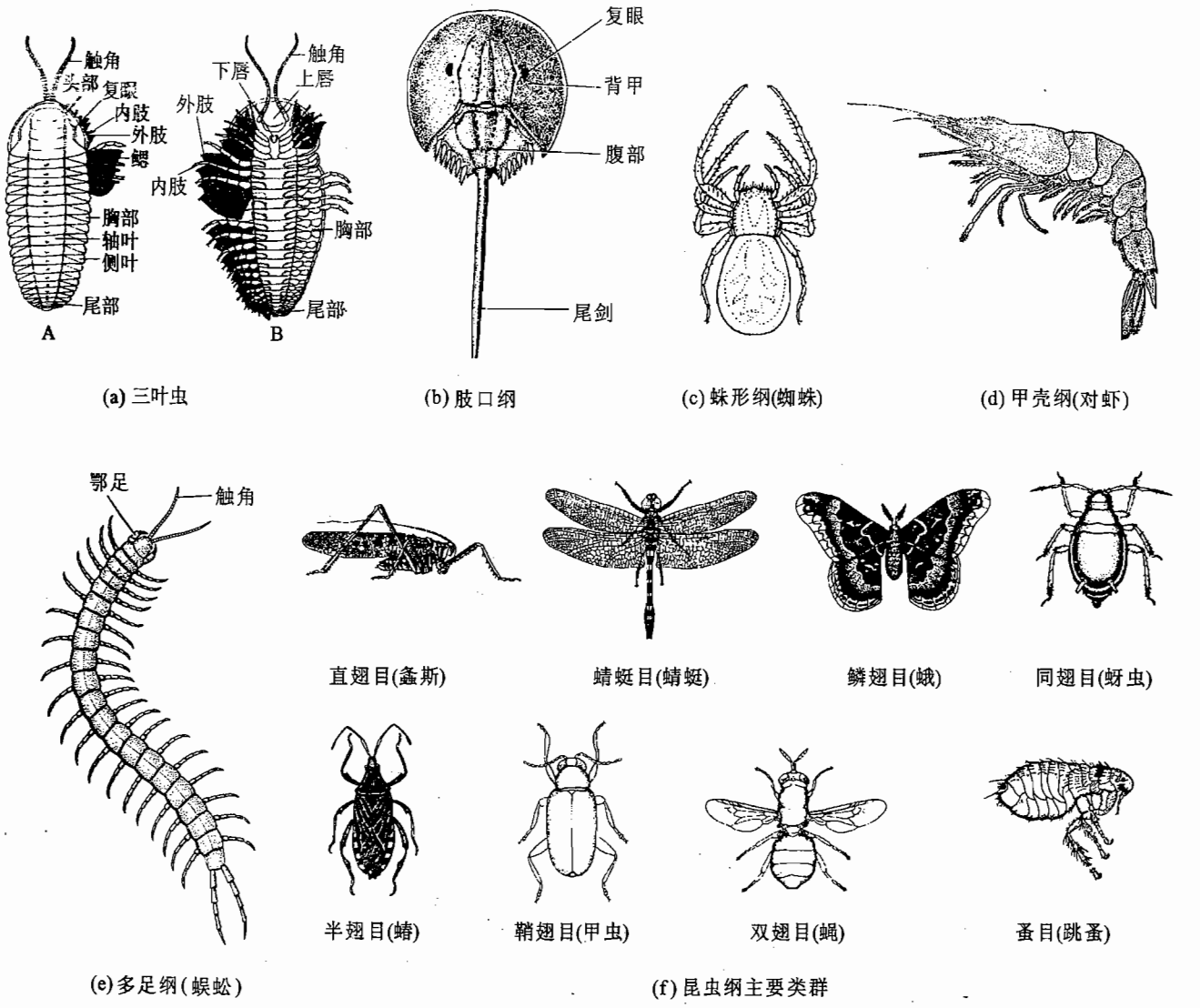


图 30.19 节肢动物的代表种类(引自 Barnes 等,1987)

节肢动物是世界上最大的一个动物门类,一般可以将现存的节肢动物分为四个亚门,十几个纲(图 30.19)。现介绍以下六个纲:

三叶虫纲(Trilobita):节肢动物中最原始种类,现已灭绝,三叶虫从寒武纪兴盛,志留纪开始衰退,至二叠纪时绝迹,留有大量化石。

肢口纲(Merostomata):生活在海洋中,目前仅存 5 个种,称为鲎。我国福建、广东等沿海有中国鲎分布。

蛛形纲(Arachnida):身体分头胸部和腹部两部分;无触角,有 4 对步足。大约有 60 000 余种,如各种蜘蛛、蝎子、蜱螨等。

甲壳纲(Crustacea):身体分头胸部和腹部两部分;头胸部有 13 对附肢,包括两对触角。有 35 000 余种,如各种虾、蟹、水蚤、剑水蚤等。

多足纲(Myriapoda):身体分为头部和躯干部;躯干部基本每个体节一对足(有些种类由于每两个体节愈合,所以每体节有两对足,如马陆)。目前已知多足纲约 10 500 种,主要有蜈蚣、马陆等。

昆虫纲(Insecta):身体分头、胸、腹 3 个部分,头部有一对触角,口器有多种分化,主要有咀嚼式口器、嚼吸式口器、舐吸式口器、刺吸式口器、虹吸式口器 5 种类型;胸部 3 个体节,每节有一对足,大多数种类胸部有两对翅;目前已经记录的种类超过 100 万种,如蝗虫、螳螂、蜜蜂、蝉、甲虫、蝴蝶、蛾子、苍蝇及蚊子等。

30.2.8 具有内骨骼和五辐对称的后口动物——棘皮动物

与其他原口无脊椎动物不同，棘皮动物门的早期胚胎发育与脊椎动物类似，属于后口动物，即早期发育时原肠孔形成了成体的肛门，而成体的口是在原肠孔的另一端形成的。棘皮动物成体五辐射对称。由于它们的幼虫期是两侧对称的，成体的五辐对称是由于底栖和固着生活形成的次生性辐射对称，在发生上与刺胞动物等原始的辐射对称是不一样的。

棘皮动物的身体形态比较特殊。以海盘车为例，身体由体盘和腕构成。棘皮动物的骨骼起源于中胚层，是由许多钙质的骨片组成。骨片形成了棘、刺等结构突出于体表，使体表粗糙不平。

棘皮动物有由部分真体腔形成的水管系统（图30.20），相当于一个液压系统，控制管足的运动。棘皮动物的神经系统包括一个中央神经环及其通到5条腕的辐神经。

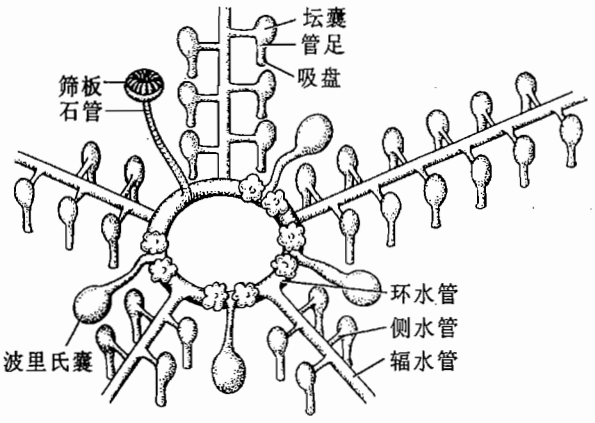


图30.20 海盘车的水管系统（仿 Heddle，1967；转引自 Barnes，1987）

海盘车的消化系统中连接口的是贲门胃，贲门胃之后是幽门胃，有5对幽门盲囊分布在腕内，后有直肠连通肛门（图30.21）。棘皮动物有肉食性的，也有植食性的。

棘皮动物全部生活在海洋中，现存6 000多种，而化石种类则多达20 000多种。常见的棘皮动物见图30.22。

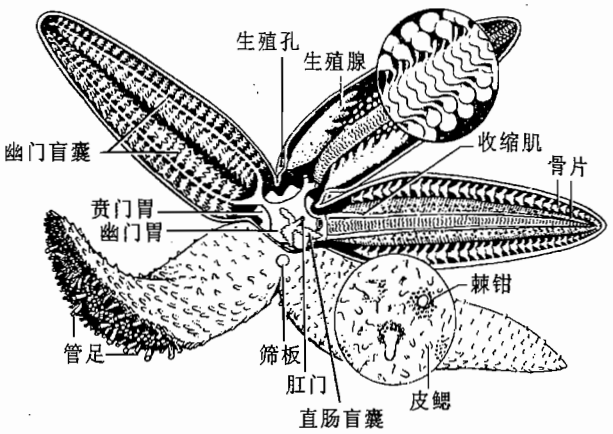


图30.21 海盘车及体壁结构

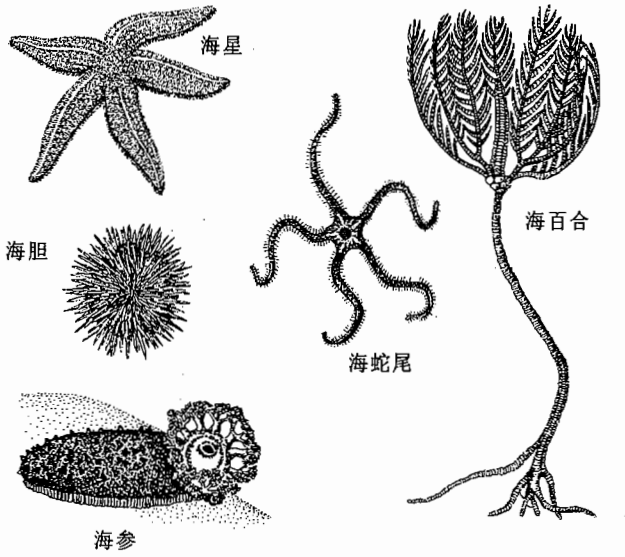


图30.22 常见的棘皮动物

30.3 脊索动物多样性的进化

脊索动物（Chordates）是指凡有脊索，或在演化过程中脊索退化，为脊椎所取代的所有动物。它们是动物界中最高等的一类动物，在分类上属于脊索动物门（Chordata），其中包括尾索动物、头索动物和脊椎动物三个亚门。脊椎动物是神经系统最为发达和复杂的动物，并由此最后演化出具有自我意识的人类。很多证据表明脊索动物起源于无脊椎动物，而脊索动物与棘皮动物和半索动物的亲缘关系更接近的观点也为多数科学家所接受（图30.23）。

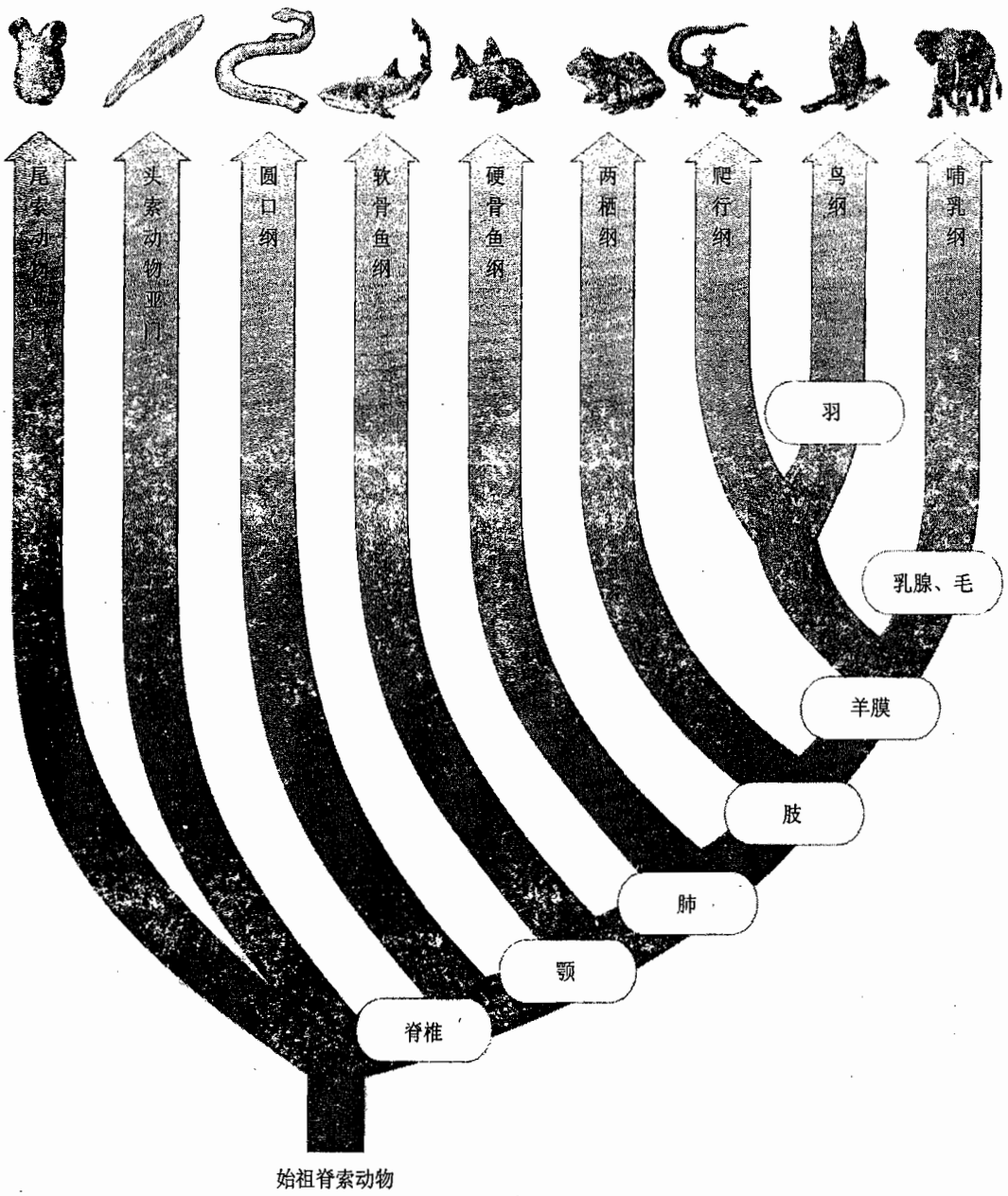


图 30.23 脊索动物的系统树(仿 Mader,2001)

脊索动物门(Choradata)的主要类群如下:

原索动物(Protochordata)

尾索动物亚门(Urochordata)

头索动物亚门(Cephalochordata)

脊椎动物(vertebrates)

脊椎动物亚门(Vertebrates)

圆口纲(Cyclostomata)

软骨鱼纲(Chondrichthyes)

硬骨鱼纲(Osteichthyes)

两栖纲(Amphibia)

爬行纲(Reptilia)

鸟纲(Aves)

哺乳纲(Mammalia)

30.3.1 脊索动物的特征

脊索动物都具有脊索(notochord)、背神经管(dorsal tubular nerve cord)和鳃裂(gill slits)这三大特征(图 30.24)。

脊索是在动物背部,位于消化管和神经管之间的一条由中胚层产生的棒状结缔组织,坚韧而有弹性,在

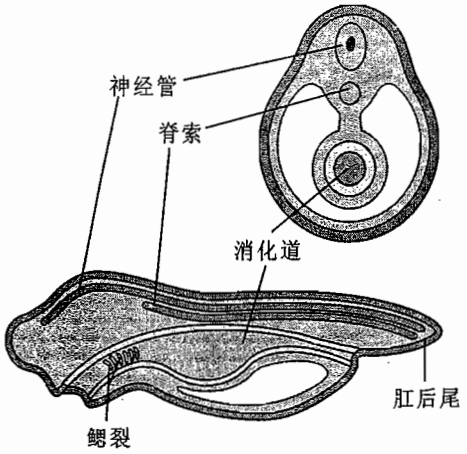


图 30.24 脊索动物的三大特征

低等脊索动物中起支撑身体的作用,终生保留。所有脊索动物的胚胎期都有脊索,但是在高等的成体脊索动物(脊椎动物亚门)中或部分保留,或退化并被分节的骨质脊柱(vertebral column)所取代。

背神经管是位于脊索背面的中空管状的中枢神经系统。在脊椎动物中背神经管分化为前端膨大的脑和脑后的脊髓(spinal cord)。

鳃裂发生在咽部,即消化管前段两侧一系列成对的裂缝,称为鳃裂。鳃裂直接或间接与外界相通。低等脊索动物中的鳃裂为呼吸器官,后在进化中消失或演变为其他结构。尾索动物亚门、头索动物亚门和低等脊椎动物亚门的圆口纲、鱼类的鳃裂终生存在,其他脊椎动物的鳃裂仅在胚胎期存在。

除上述的三大特征之外,脊索动物门的其他共同特征还有尾在肛门之后、循环系统为闭管式、心脏位于身体腹面等次要特征。

动物界中大约有 5% 的动物属于脊索动物门,包括与人类关系密切的许多动物,如脊椎动物的鱼类、两栖类、爬行类、鸟类和哺乳类。

30.3.2 无上下颌是低等脊索动物的特征

原索动物无真正的头和脑,所以又称无头类(Acrania),包括尾索动物亚门、头索动物亚门。

尾索动物约有 2 000 种。个体长度一般不超过 30 cm,具备脊索动物的三大特征,但脊索仅存在幼体尾部。幼体自由生活,经变态至成体后营固着生活。成体后部脊索退化,只保留鳃裂(图30.25)。海鞘

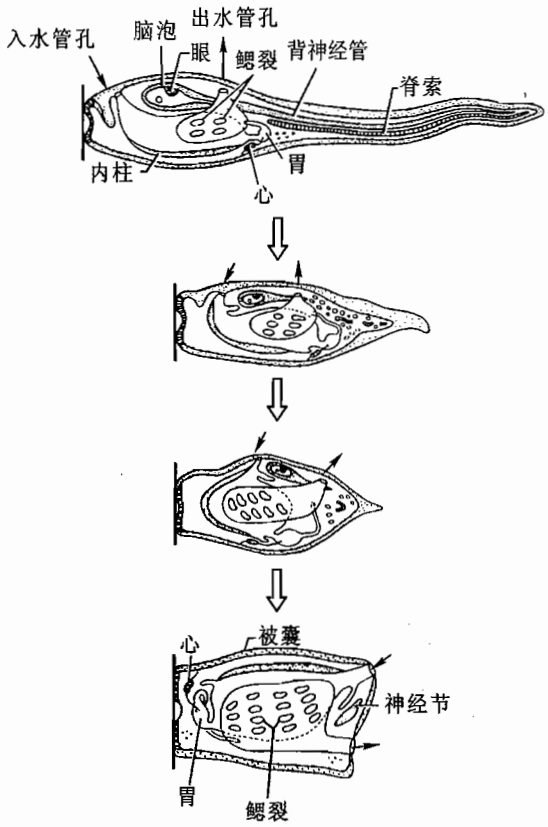


图 30.25 尾索动物(海鞘)的变态过程
(仿 Parsons,1977)

(*Ascidia*)、柄海鞘(*Styela*)等是这类动物的代表。

头索动物因其脊索纵贯全身并伸到身体最前端而得名,分布在全世界的热带和亚热带的浅海中,常见的种类为文昌鱼(*Branchiostoma belcheri*),共约 25 种。

文昌鱼没有成对的偶鳍。口部有一套特化的取食和滤食器官,呼吸在水流经咽部的鳃裂时进行。文昌鱼无心脏,循环系统属于闭管式。中空的神经管是文昌鱼的中枢神经系统,但是尚没有脑和脊髓明显的分化(图 30.26)。头索动物仍然保留一些原始和特化的结构,如无头、无成对附肢、无心脏、无集中的肾、具特化的口器等,被认为是前脊椎动物的原始类群。

圆口纲是现存脊椎动物中最低等最原始的类群,因有一个圆形的口盘而得名(图 30.27)。口盘内有发达的角质齿,吸附于寄主体表或钻入体内,营寄生或半寄生生活。它们生活在海水或淡水中,外形像鱼,具有黏液腺发达的皮肤,但比鱼类原始。圆口纲动物有七鳃鳗和盲鳗两大类(图 30.28)。

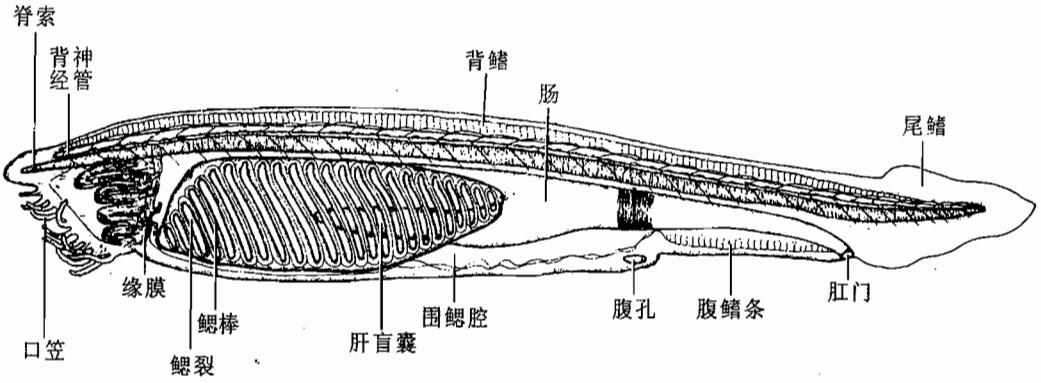


图 30.26 头索动物(文昌鱼)的基本结构

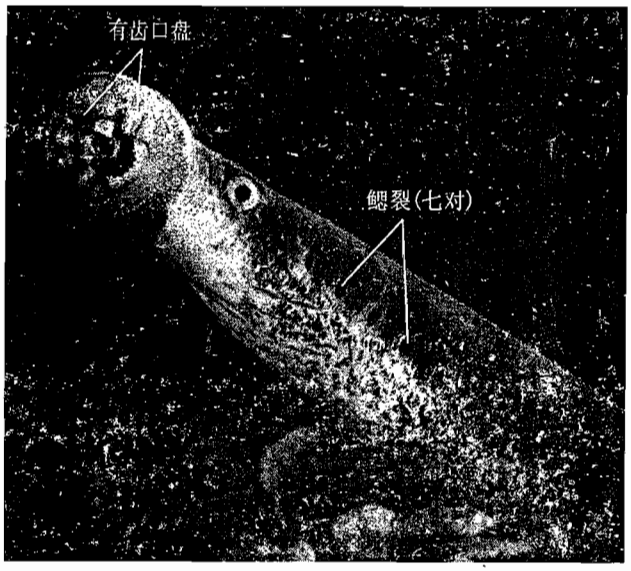


图 30.27 七鳃鳗的口盘(仿 Mader,2001)

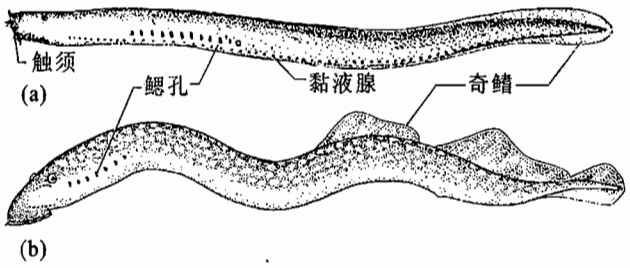


图 30.28 盲鳗(a)和七鳃鳗(b)

与鱼类相比,圆口动物没有出现主动捕食的可咬合的上下颌;无成对的附肢(偶鳍),仅有奇鳍;而背神经管开始分化为脑和脊髓,脑又进一步分化为大脑、间脑、中脑、小脑和延髓 5 部分。心脏也已经出现分化,由一心房、一心室、一静脉窦组成。圆口纲动物还出现了不完整的头骨,头部有集中的嗅、视、听等感觉器官。

值得注意的是圆口动物的脊索终生存在,但已有雏形的脊椎骨,即在脊索背面每一个体节出现了两对小的软骨弧片,表明雏形脊椎骨的出现。另外,圆口纲动物的代表七鳃鳗的幼体具有许多与文昌鱼近似的原始特征和脊椎动物的一些基本特征,这表明了圆口动物在动物进化中的特殊地位。

30.3.3 有颌并适应水生生活的鱼类

鱼类是身体呈流线型,具鳞片,用鳃呼吸,出现上下颌的水生脊椎动物,可以分为软骨鱼纲和硬骨鱼纲两大类。鱼类最重要的进化特征是出现能咬合的上下颌(图 30.29)。上下颌的出现不仅能主动摄食,也可用于攻击、防御、求偶、营巢等活动,所以鱼类以后的脊椎动物都保留了上下颌。

鱼类除了有能咬合的上下颌及成对的附肢(偶鳍),骨骼由软骨或硬骨构成外,脊柱则取代了脊索成

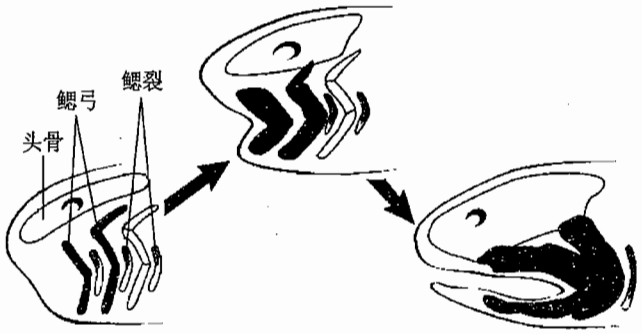
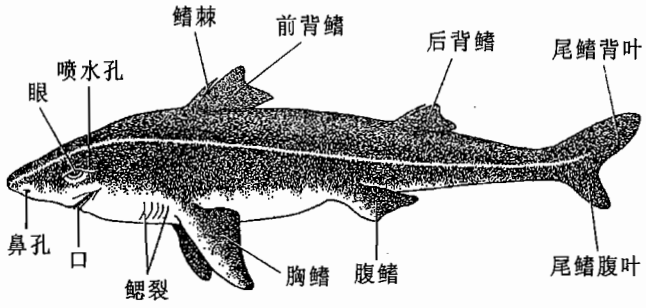
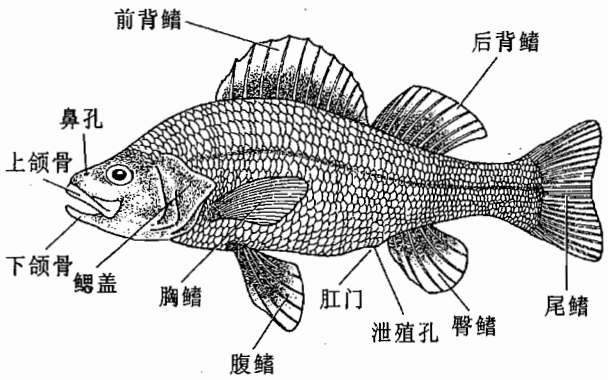


图 30.29 鱼类上下颌的进化(仿 Mader,2001)

为身体的主要支持结构。鱼类身体分为头、躯干和尾，体表被鳞，表皮内具有大量单细胞黏液腺，分泌的黏液可以减少身体在水中运动的阻力(图 30.30)。鱼以鳔或脂肪调节身体相对密度(比重)获得在水中的浮力，靠躯干分节的肌节的波浪式收缩传递和尾部的摆动获得向前的推进力。



(a) 鲨鱼(软骨鱼)



(b) 鲤鱼(硬骨鱼)

图 30.30 鱼的外形(仿 Tamplin 等,1997)

鱼类已经演化为主动捕食，出现真正的牙齿，也出现了食管、胃、肠的分化。软骨鱼类有胰和发达的肝，而大多数硬骨鱼类的肝和胰组织混合在一起称为肝胰脏。鱼类靠鳃呼吸，鳃中有丰富的毛细血管分布(见图 6.11)。

全世界约有 22 000 多种现生鱼类，分布在世界各个水域。软骨鱼纲主要有鲨、魟、鳐、银鲛等，全世界约为 800 种。硬骨鱼纲主要有肺鱼、中华鲟、鲤鱼等，占现生鱼类 90% 以上的种类，广泛分布在淡水和海洋(图 30.31)。

30.3.4 从水生向陆生转变的过渡动物——两栖动物

两栖动物是脊椎动物中从水生向陆生过渡，在动物演化历程中的一个重要类群。它们从外部形态到内部结构已经初步完成了由水栖向陆生的转变，各器官系统基本具备了陆生脊椎动物的结构，但是仍然不能完全脱离水环境而生存。

由于陆地环境和水环境之间在氧气含量、温差变化、浮力等方面的巨大差异，两栖动物在很多方面表现出既要适应水生生活，又要适应陆地生活，主要表现为：

皮肤较薄，有大量黏液腺保持体表湿润，但表皮有轻微角质化。这使得两栖类能在水环境中生活，同时又可以一定程度上适应潮湿的陆生环境，防止了体内水分的丧失。

同时存在肺呼吸、鳃呼吸、皮肤呼吸(皮肤与内部的组织间分布大量淋巴间隙和皮下血管)等多种呼吸方式。幼体主要以鳃呼吸，成体主要以肺呼吸。

心脏中心房出现了分隔，但是血液中的多氧血和缺氧血不能完全分开，血液循环为不完全双循环，新陈代谢率较低，体温随环境而变化。

脊柱初步分化分为颈椎、躯干椎、荐椎、尾椎 4 部分，并演化出典型的五趾(指)型四肢。这些都有利于在陆地上运动。

神经系统发育仍处于较低水平，有了适应陆生的各种感觉器官，但幼体仍然保留结构和功能与鱼类相似的侧线，有的种类甚至保留至成体。

排泄器官对陆生适应尚不完善，对于大量渗入体内的水，肾脏中的肾小球有很强的泌尿功能，可将多余水分排出。但是在陆地上时，则肾小管重吸收水分的能力不强所以不能长时间离开水。

繁殖时受精卵的发育必须在水中进行，孵化出单循环、没有四肢、用鳃呼吸等与鱼类结构相似的幼体(蝌蚪)，并经过变态，才转变为不完全双循环、具有四肢、主要用肺呼吸的初步适应陆生的成体阶段。

全世界现存的两栖类动物为 4 300 种左右(图 30.32)。

30.3.5 适应陆生生活的变温动物——爬行动物

爬行动物真正适应了陆地生活。它们是原始两栖类在从水生到陆生的不断演化过程中，身体的形态结构进一步完善并复杂化形成的。由于爬行动物出现了羊膜卵这种繁殖方式，使爬行类在繁殖期完全摆脱了水的束缚。爬行动物在中生代适应了地球上多种生活

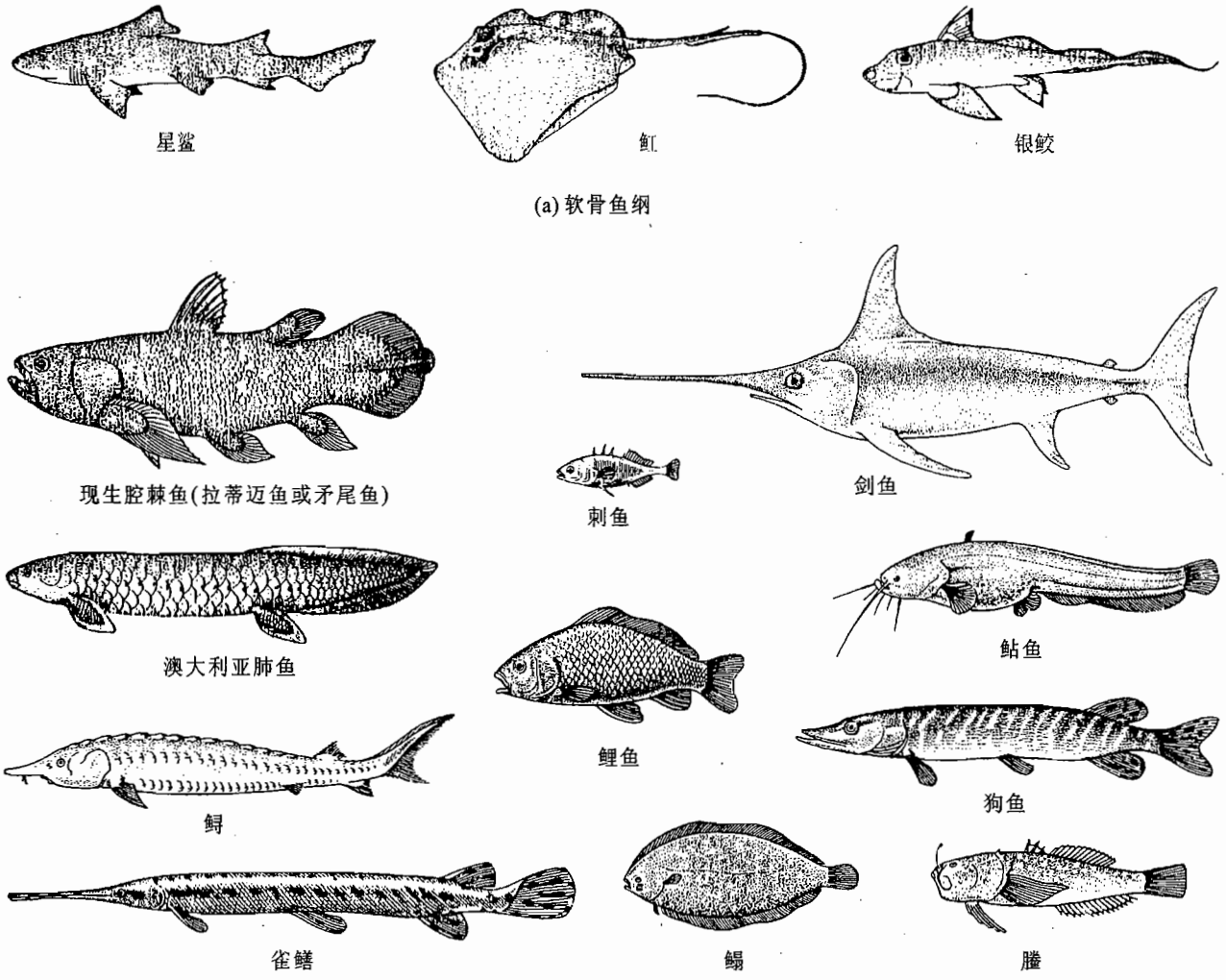


图 30.31 各种鱼类

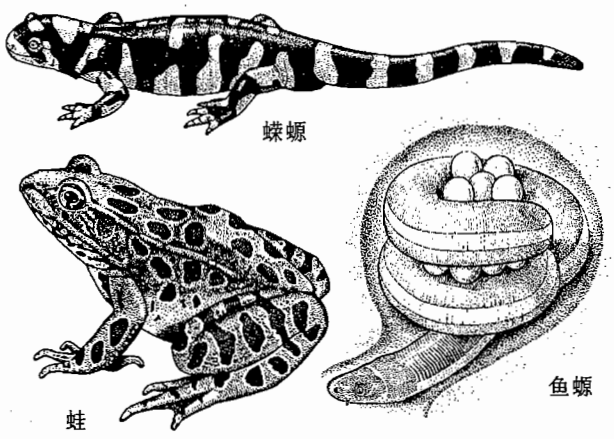


图 30.32 两栖类动物

环境,但是体温仍然随环境温度发生变化。

羊膜卵(amniotic egg)(图 30.33)外面有一层坚硬的石灰质卵壳或柔韧的纤维质卵壳,卵壳内为一层致密的薄薄卵膜,防止卵受到机械损伤、水分散失和微生物的侵害。卵壳表面有许多微孔,以保持与外界的气体交换。羊膜卵内有储存卵黄的卵黄囊,可以保证胚胎的正常发育。在发育过程中胚胎周围的褶皱环绕胚胎生长,逐渐形成一个具有两层膜的囊,外层为绒毛膜(chorion),内层为羊膜(amnion)。羊膜将胚胎包在羊膜腔(amniotic cavity)之内。羊膜腔是一个充满羊水的密闭的腔,为胚胎提供了一个发育所需要的水环境。胚胎发育代谢产生的废物贮存在由胚胎原肠后部突起形成的尿囊(allantois)中。尿囊膜上有丰富的毛细血管,代谢产生的二氧化碳再通过卵壳表面微孔排出,而氧气也通过卵壳进入尿囊膜上的毛细血管供给胚胎发育。羊膜卵的结构保证了爬行类在陆地上可以正常繁

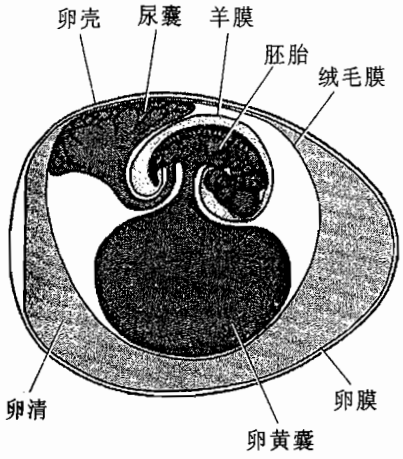


图 30.33 羊膜卵的结构(仿 Mader,1994)

殖,而不必一定依赖水环境。

爬行动物表皮高度角质化,形成角质鳞片,可以防止体内水分蒸发。骨骼系统得到加强。脊柱进一步分化为颈椎、胸椎、腰椎、荐椎和尾椎 5 部分,其中颈椎数目增多,使动物颈部增长,头部更加灵活。出现了由胸椎、肋骨、胸骨围成的胸廓,既保护了内脏,也增强了肺的呼吸。它们具有典型的五趾(指)型四肢,趾(指)端具爪,同时荐椎承重的增加使动物在陆地运动能力加强。

爬行类血液循环仍为不完全双循环。心脏包括完全分隔的两个心房和一个心室,但心室分隔不完全(鳄类心室室间隔完全而分为左右心室),因此血液彼此混合的程度较两栖类低。爬行动物排泄的最终产物为几乎不溶于水的尿酸,以保存体内的水分。

全世界现存的爬形类动物约有 6 300 种左右(图 30.34)。

30.3.6 适应飞翔的恒温动物——鸟类

鸟类是全身长羽毛适于飞行的恒温脊椎动物。鸟类几乎所有的身体结构都在进化过程中变得更加适于飞行。鸟类的飞行器官是前肢演变成的翅膀。翅膀的形态与飞机的翼相似,符合空气动力学原理;飞行的动力则来自胸部肌肉的强有力的收缩。鸟类的身体长成流线型可以减少飞行阻力;头部有角质喙而口中无牙齿,可以减轻头部重量有利于控制飞行姿势;全身骨骼都是蜂窝状结构以及雌鸟的生殖系统减少一个卵巢,可减轻全身重量。

与其他脊椎动物不同,鸟类的肺是由多极分支形成的复杂网状管道系统构成,丰富的毛细血管密布在微支气管周围。此外鸟类还有 4 对半气囊,辅助呼吸,使得鸟类无论在吸气或呼气时均有新鲜空气进入肺部进行交换。这种独特的呼吸方式满足了鸟类飞翔时的高耗氧量,称为高效的双重呼吸系统。

鸟类的上下颌向前伸并包以角质鞘形成喙,口内没有牙齿,消化管有咽、食管、嗉囊、腺胃、肌胃、小肠、盲肠、直肠和泄殖腔(图 30.35)。嗉囊是食管的膨大,具储存和软化食物的功能。腺胃可分泌消化液。肌胃具厚的肌肉壁,黏膜表面为角质膜,常有沙石在肌胃内,具有很强的机械消化能力。鸟类消化系统的消化

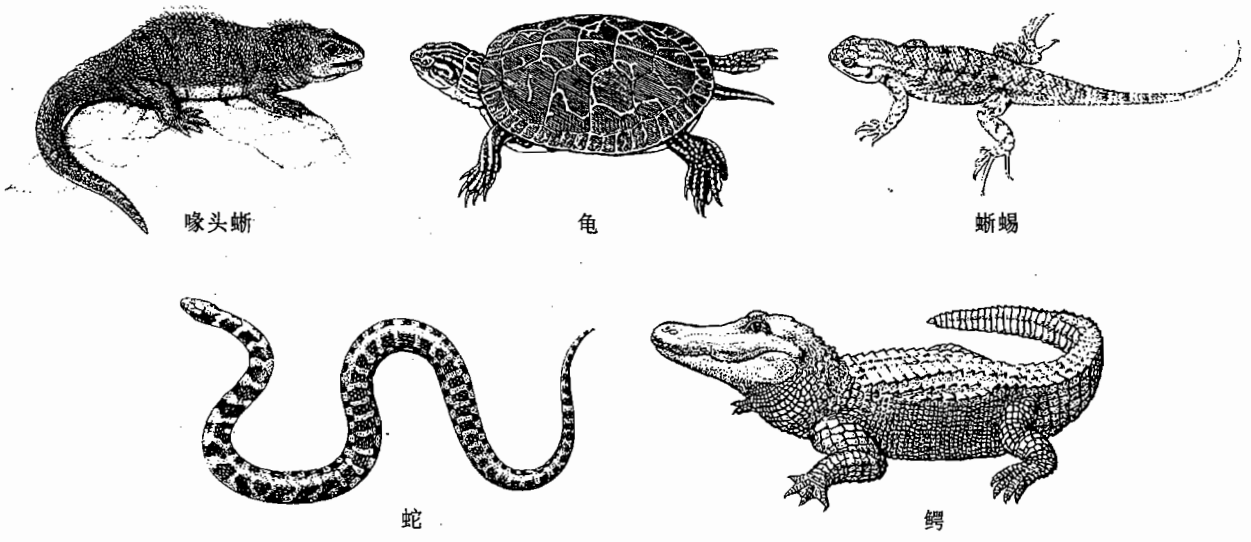


图 30.34 各种爬行类

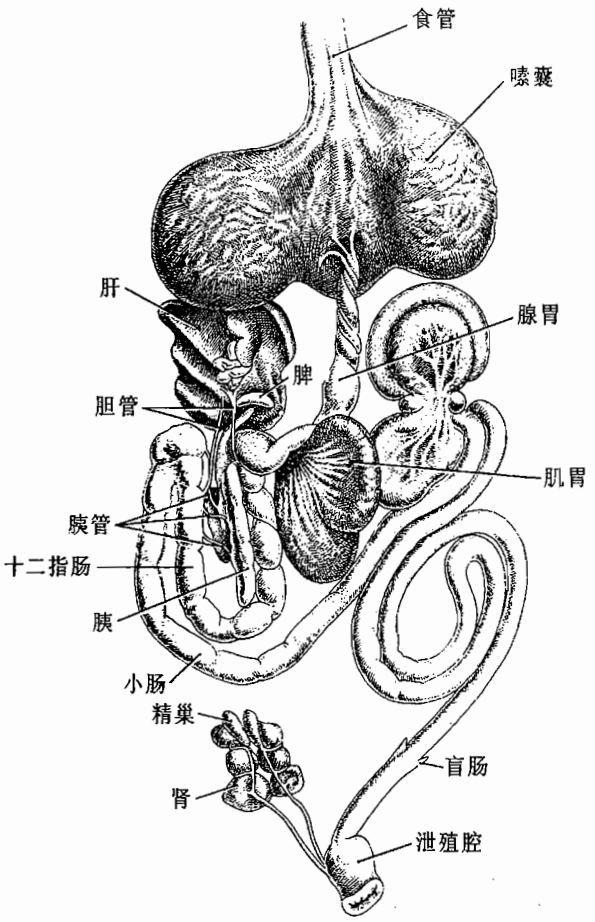


图 30.35 鸽的消化系统(仿 Kent,1987)

能力很强,消化速度快。鸟的排泄物主要为尿酸。排泄器官重吸收水分的功能较强,尿中水分很少,排泄物随粪便随时排出。

鸟的心脏完全地分为左、右心房和左、右心室,多氧血和缺氧血在心脏内得以完全分开。鸟类的体温一般维持在 40 ~ 42℃,体温的恒定使它们活跃于各种气候和季节中。

鸟类具有敏锐的视力,良好的听力,非常复杂的繁殖和社会行为。

全世界现存鸟类约 9 700 种,并几乎每年仍然有新种被发现。图 30.36 为鸟类的几种生态类型的代表。

30.3.7 高等脊椎动物——哺乳动物

哺乳动物全身被毛,除单孔类外都是胎生,有哺乳和养育后代的能力,具有汗腺。此外,哺乳动物还具有发达的神经系统和各种感觉器官,很好的体温调节能力和适应能力,以及灵活快速的运动能力。身体结构和习性使哺乳类具有适应各种生态环境和气候类型的能力,哺乳动物之所以被认为是动物中最进化的、最高等的类群,是因为哺乳动物有以下这些进步而完善的生物学特征:

胎生。除产卵的单孔类(鸭嘴兽)等少数外,其他哺乳动物受精卵在进入母体子宫后植入子宫壁中,其

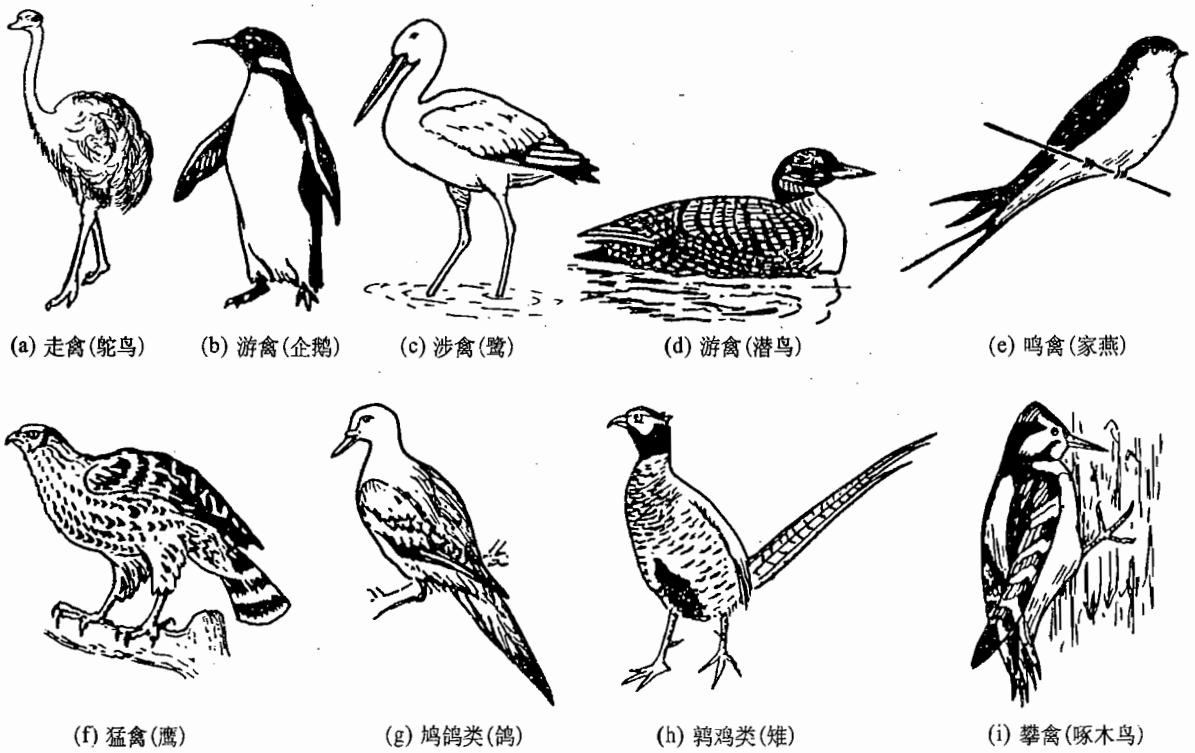


图 30.36 鸟类的几种生态类型的代表(c、d、e、f、h、i 仿 Parsons,1977)

绒毛膜、尿囊膜与母体子宫内膜结合形成胎盘(图16.23)。胎儿在母体内的发育过程中所有营养和氧气以及排泄的废物是通过胎盘来传递的。胎生对后代的发育和生长具有完善、有利的保护作用。从受精卵、胚胎、胎儿产出、至幼仔自立的整个过程均有母兽的良好的保护,使后代的成活率大为提高。

哺乳动物的母体均有乳腺,多数还有乳头,乳腺是高度特化的汗腺。母兽以乳汁哺育幼仔,同时对幼仔进行多方面的保护。在哺乳期和其后的一段时间维系母子间的社会联系、促进幼兽早期学习捕食和同种群间社会行为的训练,直至幼兽独立生活。

哺乳类的皮肤中,表皮和真皮加厚,角质层发达。皮肤衍生物形态复杂,功能多样,在对机体的保护、体温调节、感受刺激、分泌和排泄等方面起着重要作用,如毛、皮肤腺、蹄、角等。

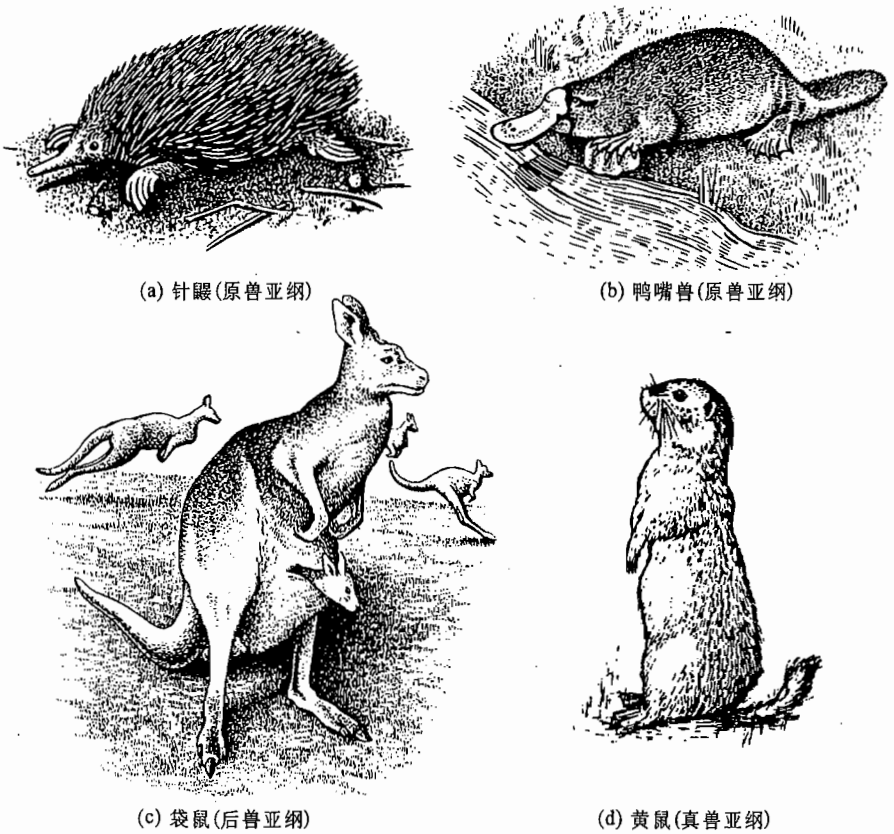
哺乳类骨骼高度简化和具有灵活性。脊椎仍然分为颈椎、胸椎、腰椎、荐椎和尾椎5部分,椎体间有软骨的椎间盘相隔,可吸收和缓冲运动时对脊柱的冲击。四肢肌肉发达,以适应哺乳动物高速灵活的复杂活动。

消化系统功能完善。消化管包括口腔、咽、食管、胃、小肠(十二指肠、空肠、回肠)、大肠(盲肠、结肠、直肠)和肛门。消化腺有唾液腺、肝、胰。根据食性,哺乳类分为食虫类、食肉类、食草类和杂食类4种。

哺乳类血管趋于简化,使血液循环速度加快,血压升高,循环效率提高,肺由复杂的支气管树和盲端的肺泡构成,气体交换面积增加。哺乳类腹部具有肌肉质的横膈,膈肌的收缩和舒张协助肋间肌扩张和缩小胸腔,促进呼吸。

哺乳动物的大脑特别发达,大脑表面形成沟回,神经元数量大增,感觉器官极为灵敏,眼、耳、鼻等器官发达。行为十分复杂。

现存的哺乳动物有4 600多种,代表种见图30.37。



(a) 针鼹(原兽亚纲)　(b) 鸭嘴兽(原兽亚纲)

(c) 袋鼠(后兽亚纲)　(d) 黄鼠(真兽亚纲)

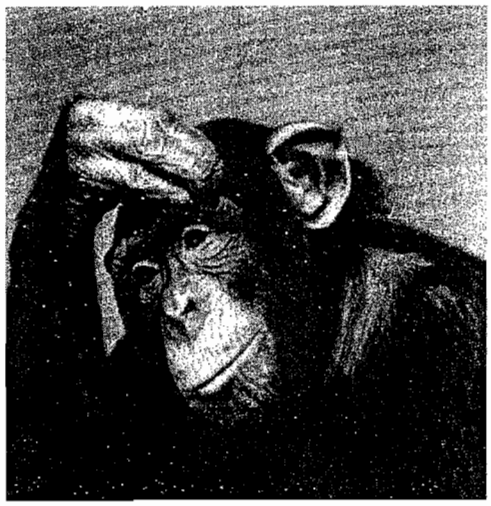
图30.37　哺乳动物代表种(引自夏武平等,1964等)

思考题

1. 为什么说海绵动物是多细胞动物进化中的一个侧支？
2. 为什么说三胚层无体腔动物是动物进化中的一个新阶段？
3. 比较软体动物和环节动物结构上的异同。如何看待它们的进化地位？
4. 节肢动物有哪些特征？从生物学特征解释昆虫为什么能够在地球上如此繁盛？
5. 脊索动物门有哪三个主要共同特征？形成特征的结构是如何发生的，有何功能，有何进化意义？
6. 为何说文昌鱼在动物进化上有重要地位？有哪些进步特征、特化特征和原始特征？
7. 两栖类的形态、结构是如何既适应水生生活，又适应陆地生活的？这样的适应是怎样影响两栖类各个器官系统进化的？
8. 比较两栖动物和爬行动物的特征。为什么会出现这些不同？
9. 鸟类的器官系统及形态结构是如何适应飞翔生活的？
10. 哺乳动物有哪些重要进步特征？为什么说哺乳动物是最高等的脊椎动物？

31 人类的进化

31.1 人类与灵长目
31.2 人类的进化过程



这只黑猩猩似乎在思考和推理。不要忘了，黑猩猩两岁时就可以在镜子中辨别出自己，开始有了对自己的认识。这在以前一直认为是人类的一项特权。

在1859年达尔文的《物种起源》问世后不久，又有两本著作的出版震动了当时的学术界，这就是赫胥黎(T. H. Huxley)在1863年出版的《人在自然界中的地位》(Man's Place in Nature)和达尔文在1871年出版的《人类的由来》(The Descent of Man)。他们认为，人类不可能不遵从宇宙自然法则，人类也是进化的产物。他们推论人是从“类人猿这一亚类中的某一古代成员”进化而来，从而把人从某种超然的地位拉了下来。

根据他们的假说，从人类的祖先到最早的解剖结构上的现代人类之间，存在一些化石人类，随着时间的推移，他们身上猿的特点越来越少，而人的特点越来越多。这一点已经被达尔文以来一个多世纪发现的化石记录所证实。现在人们已经找到长达440万年基本上连续不断的人科化石。由于人科进化是多分支的过程，有些化石人科成员并不是今天现代人的直接祖先，但他们在总体上表现出从猿到人的进化趋势。

31.1 人类与灵长目

31.1.1 人类属于灵长目

在分类学上，人类属于哺乳动物中的灵长目(Primates)、类人猿亚目(Anthropoidea)(图31.1)。灵长目是树栖的哺乳动物。同属灵长目的动物有许多适应树栖的共同性状。人类不再生活在树上，但人们身体上仍然保留了许多树栖祖先的特性。有些原先适应树栖生活的性状，例如，两眼朝前，形成立体视野，对今天人类的生存方式仍然是有意义的。

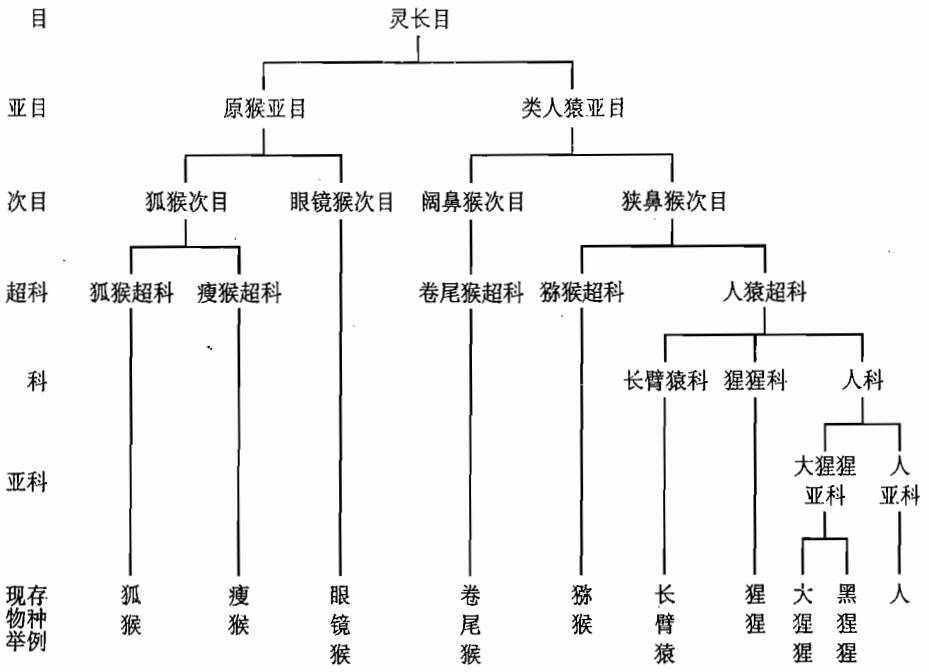


图 31.1 灵长类分类简图

原猴亚目(Prosimi)是比类人猿亚目要原始的另一类灵长目动物。在晚白垩纪地层中发现的原猴化石,断代在6 500万年前,是已知最早的灵长目化石。这时正值恐龙生活的末期。在恐龙灭绝后,原猴得到扩大发展。

今天生活的原猴有35个物种。松鼠大小的瘦猴,生活在非洲和东南亚的森林里。它的手和脚的5个指(趾)都是高度可动的,大拇指和大脚趾可以和其他指(趾)相对。手和足都有发育得很好的触觉。两只眼睛都在面部的前面,视野重叠,增加了深度感觉。它的肩关节和腰关节有比较大的活动度。这些都是适应树栖的特性,也是灵长目的共有特性。和类人猿相比,原猴的脑子比较小,鼻子较大,生殖系统不是很有效,手的操作能力还比较小。

在大约4 000万年前出现了最早的类人猿。它有相对大的脑,相当扁平的面部,两眼朝前,并被骨质的眉脊所保护。和原猴相比,类人猿更多地依靠视觉,更少依靠嗅觉;手的操作能力也有所增强。类人猿有两个次目,阔鼻猴次目(Platyrrhines)和狭鼻猴次目(Catarrhines)。

阔鼻猴的鼻扁平,两个鼻孔相距较大,齿式是2:1:3:3。阔鼻猴首先发现在南美洲,故又称新世界猴(new world monkeys)。卷尾猴(*Cebus capuciuns*)是一种居住在中美洲雨林中的阔鼻猴,有一个长长的尾可以抓握树枝。

狭鼻猴的两个鼻孔朝下,紧靠在一起,中间仅一个狭窄的鼻中隔将之分开。齿式是2:1:2:3,比阔鼻猴少一个前臼齿。狭鼻猴分布于非洲和欧亚大陆。非洲稀树草原上的狒狒以及分布广泛的猕猴(*Macaca*)都属于狭鼻猴。其中有一些著名的珍稀动物,如分布在我国四川、贵州、云南、甘肃、陕西、湖北一带的金丝猴(*Rhinopithecus roxellanae*)。狭鼻猴下分为两个超科:猕猴超科(Cercopithecoidea)和人猿超科(Hominoidea),前者称为旧世界猴(old world monkeys),它们之间最容易辨认的特性是猕猴超科有外尾,人猿超科没有外尾(作为一种脊椎动物,人猿超科在胚胎发育阶段是有一个尾的)人属于人猿超科。除了人之外,人猿超科还有长臂猿(gibbons)、猩猩(orangutan)、大猩猩(gorilla)和黑猩猩(chimpanzen),它们是人类的近亲(图31.2)。

人们早就认识到人与非洲大猿(黑猩猩、大猩猩)有着密切的关系。但是,直到20世纪后叶,由于分子生物学的发展,它们之间亲缘关系的密切程度才被揭示出来。例如,对人与几种非人灵长类动物

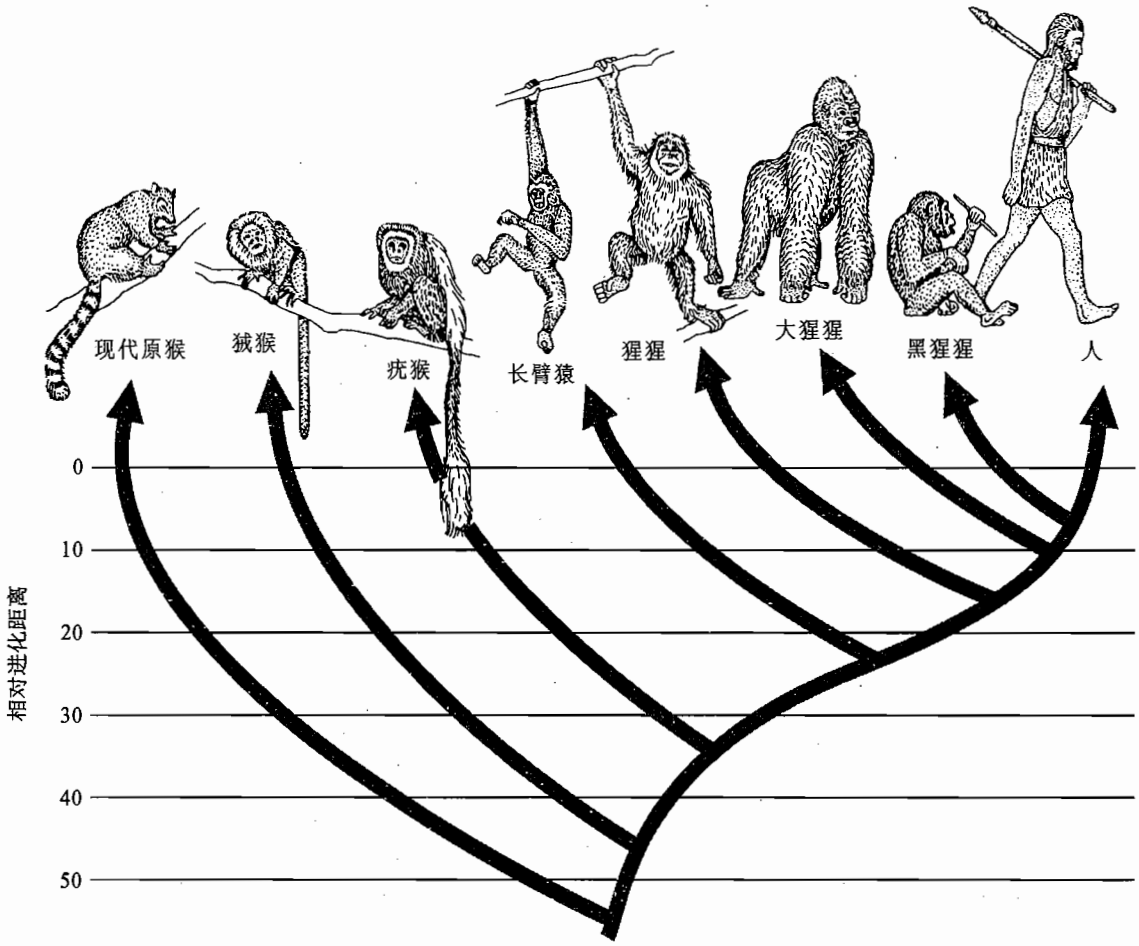


图 31.2 几种灵长目动物的系统树(引自 Postlethwait,1989)

的一组蛋白质的氨基酸序列进行了测定,发现人与黑猩猩之间不同氨基酸所占比例为 0.27%,与大猩猩为 0.65%,它们都小于 1%;与猩猩为 2.78%,与长臂猿为2.38%,与猕猴差得更远一些为 3.89% 特别应该提到的是,人与黑猩猩的基因组序列已经完全测定,并进行了仔细比较。在构成人类和黑猩猩的基因组,共有约 30 亿个碱基对,其中只有 4 000 万个有区别,仅占1.33%。基因序列差异如此小,人类学家重新调整人猿超科的分类,将两种非洲猿列到人科中。现在把人猿超科分为 3 个科:长臂猿科(Hylobatidae)、猩猩科(Pongidea)、和人科(Hominidae)。人科又分为 2 个亚科:大猩猩亚科(Gorillinae),包括大猩猩和黑猩猩;人亚科(Homininae),包括智人(*Homo sapiens*)和南方古猿(*Australopithecus*)等化石人类。人类学家为人亚科起了一个普通的名称:hominin。现在,hominin 已经日益频繁地出现在人类学的文献中。

31.1.2 猿是我们的近亲

长臂猿、猩猩、大猩猩和黑猩猩都居住在热带森林,统称之为猿。它们主要是素食的,黑猩猩也吃些昆虫和某些小的脊椎动物。

长臂猿是一类最小、最轻和最机敏的猿,全部是树栖的,共有 9 个物种。分布于北起中国华南、经缅甸直到马来西亚和印度尼西亚大部分岛屿的热带雨林。猩猩是一种胆怯的独居生物,生活在苏门答腊和婆罗洲的热带雨林,在树上用四肢缓慢行动,在地面则以拳着地行走。大猩猩是现生猿中最大的一种,生活在非洲。它能攀登树木,但由于身体笨重,几乎在地面上度过全部时间。在地面上行走时,用指节着地步行。黑猩猩居住在中非的热带森林,有时也出现在非洲的稀树草原上,它大约有 1/4 时间生活在地面,也是指节步

行者。

在这些猿中,黑猩猩最受到科学家的重视并被广泛地研究过。在黑猩猩的生活中,有一定数量的行为不是通过遗传途径从上一代传递给下一代的,而是后天通过模拟和学习而获得。现在被一些生物学家认为是广义的文化行为。科学家曾记录到非洲野生黑猩猩共计有39项这类行为,其中有一部分属于制造和使用工具的行为。过去,人们认为只有人才能制造工具,提出"人,工具制造者"这个命题。现在发现,黑猩猩也能制造比较简单的工具。例如,黑猩猩可以将一个柔软的枝条,捋去叶子,插到白蚁巢穴的洞中去"钓"白蚁。它还可以将一团树叶揉碎,用来吸取水分等。一些研究者反复证明了,经过训练,黑猩猩能够学会一定数量的人类手势语。手势语已经是一种具有语法结构的符号通讯。我们还不知道,在野生黑猩猩中是否使用类似的通讯方法。

过去认为,人类是唯一能思考和有自我意识的动物。这是曾被我们长期固守的一种信念,现在却受到挑战。当人们第一次在黑猩猩的额上点一个红点,并把它引到镜子前面,它的反应和其他动物一样,它看到镜子中的自己就如同看到同类的其他个体。它甚至试图去擦掉镜子中黑猩猩额上的红点。然而,几天以后,它却对着镜子去擦掉自己额上的红点。这表明,它认识到镜子中的黑猩猩就是自己。它利用镜子去察看自己身体上原先看不见的地方。它对着镜子做鬼脸,使用的表情同它与其他黑猩猩交往时是显然不同的。著名的黑猩猩研究专家古德尔(Jane Goodall)曾说:"我们不是这个星球上唯一的有意识和理智的动物。"

生物学家在研究非人灵长类的智力时,发现了这样一个事实:实验室的试验无可置疑地证明,猴和猿非常聪明,然而,野外的研究却表明,在谋生方面,并不需要太多的智力。答案在灵长类的社会生活方面。灵长类动物的群体,在大小和组成上并没有什么特别的地方,但是在群体内部个体之间的相互作用上,却远比其他哺乳动物复杂。它们之间有一个错综复杂且不断变化的彼此"结盟"的网络。灵长类的个体在一定程度上是靠结盟关系和使用谋略,而不全是靠体力在群体内部的竞争中获益并取得成功。它们的谋生方式并没有明显地超出其他哺乳动物。推动非人灵长类智力增长的选择压力主要来自复杂的社会关系和相互作用。

31.1.3 人与猿在解剖性状上的差别

人类具有许多灵长目,特别是类人猿亚目动物的共同特性,如人的手是"5指"型的,每个指都比较灵活;指甲代替了爪子;两眼朝前,视野重叠;视觉发达而嗅觉不太发达;肩关节和髋关节有比较大的活动度;等等。然而,从猿到人,生存方式发生了深刻的变化,在体质上也必然会发生相应的变化。

在人猿超科中,只有人适应于完全的直立姿势和仅仅用两足行走(图31.3)。人的头部位于躯干的上部,而不是在躯干的前面。人颅骨基部的枕骨大孔在颅基的中央,脊柱的上方;猿的枕骨大孔位于颅骨的后部。人的股骨在行走时常常和躯干的垂直线形成一个角度,一只脚着地时身体的重心仍能接近于中轴;而猿用两足行走时股骨总是和身体垂直线平行,身体重心在左右脚两者之间来回变动,导致周而复始的左右摇摆(图31.4b)。人脚已经失去抓握能力。人脚的大趾和其他趾并行排列,成为行走时的着力点。人脚底部有纵向和横向的脚弓。而猿的大脚趾和其他趾能相对运动,可以用于抓握,脚底板几乎是平的(图31.4d)。

直立行走使人手从行走中解放出来,成为劳动器官。人手短而宽,指骨直,有比较宽的指尖。猿手比较长,指骨是弯曲的,指尖狭窄。二者最大的区别在于,人的大拇指得到很好的发育,而猿的大拇指是简缩的(图31.4c)。

人的脑容量在灵长目动物中是最大的。猿的脑容量约为400~500 mL,而人的脑容量平均为1 350 mL,为猿的3倍。相应的,人的颅骨比猿的大得多,在眼眉之上有一个高耸的额,而猿的额则是后倾的。人的牙齿比较小,尖牙已经门齿化,颌部后缩;而猿的牙齿较大,尖牙突出牙列,颌部突出。人类已经淘汰了将尖牙用于厮杀的功能。人的头部平衡地安置在脊柱之上,附着在枕骨和脊柱之间的肌肉减弱,下颌骨和面部及颧骨之间的肌肉也减弱,保护眼睛的强化结构眉脊消失,人的头部和面部表面变得比较平滑,不再具有猿那样粗犷的外形(图31.4a)。

猿和其他哺乳动物的喉位于喉咙的高处,而人的喉在喉咙中的位置要低得多(图31.4e)。因此,人有一个长而大的声道,加上人的舌头在口腔内比较灵活等因素,人可以发出50种音素而猿只能发出12种音素。

猿新生儿的脑容量大约为成年猿的一半。人脑比猿脑大3倍，人的胎儿必须提前到脑容量为成年人的1/3时出生，才能顺利通过骨盆的开口。而提前出生的初生儿，毫无自助能力。不仅如此，儿童期还向后延长。这就使人在幼年需要亲代抚育的时间特别长。这对于人学习和接受社会文化成为一个社会的人、文化的人是非常重要的。

人类体质特征在进化过程中并不是同时出现的，也不是齐头并进的，而是渐次出现的。在人的远亲和现代人之间出现一系列的中间类型。

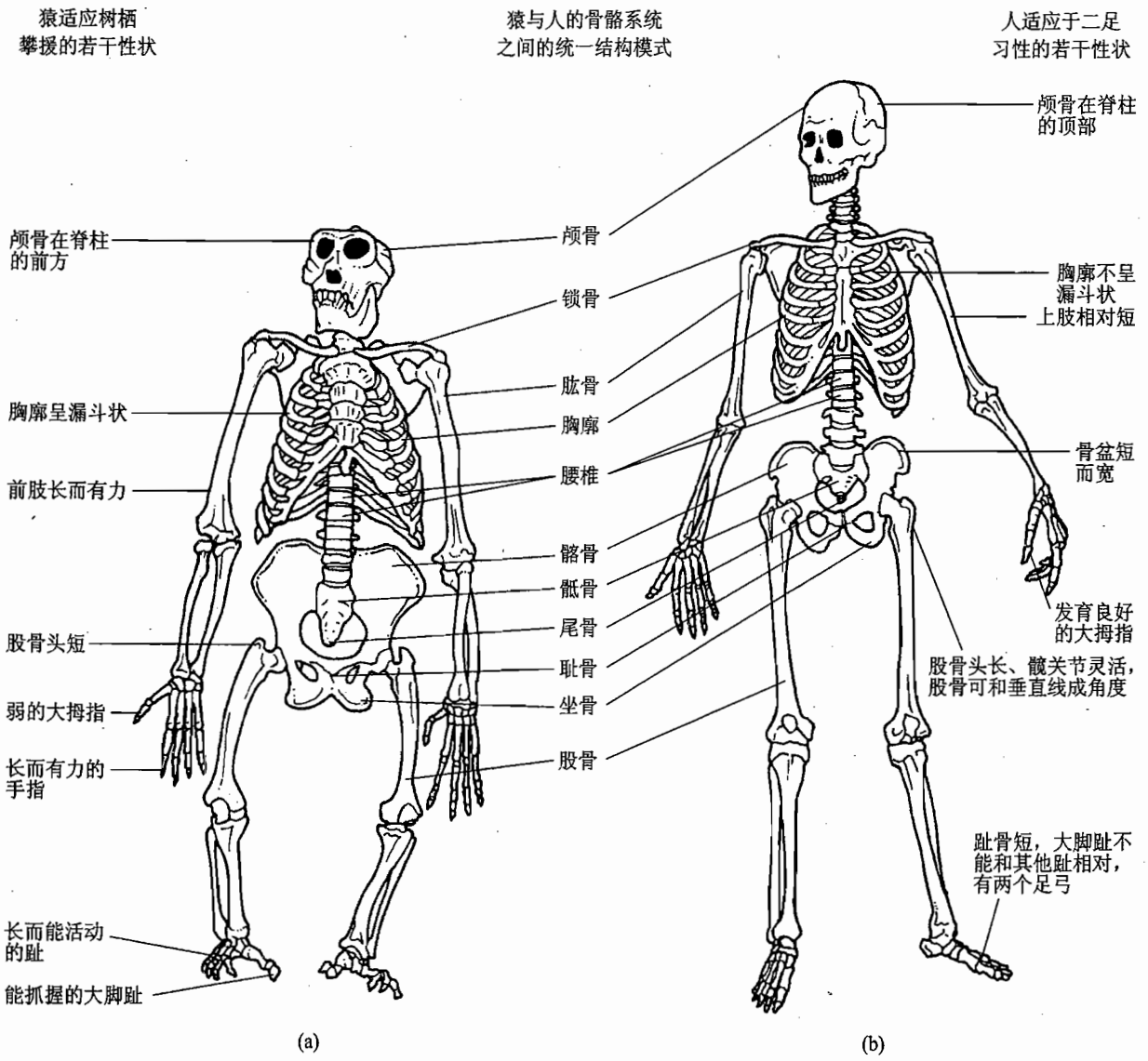


图31.3 猿(a)和人(b)骨骼系统的比较(仿 Newton,1996)

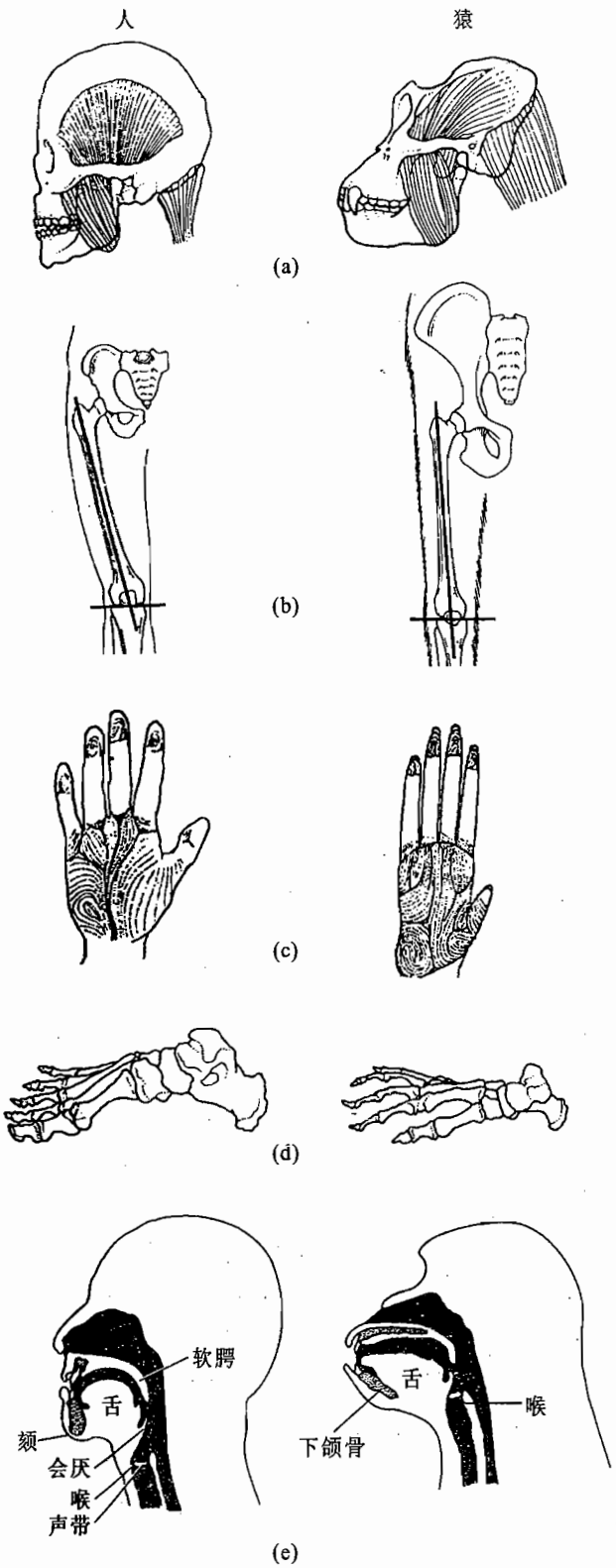


图 31.4 人与猿几个解剖性状的比较 (a) 颅骨:人的头部位于躯干的上部,枕部肌肉较弱;猿的头部位于躯干的前部,有强大的枕部肌肉。(b) 股骨:人的股骨和躯干垂直线形成角度,猿的趋于平行。(c) 大拇指:人的大拇指发育良好,而猿的是简缩的。(d) 脚底:人的脚底部有发育良好的脚弓,猿几乎是平的。(e) 喉的位置:人的喉在喉咙中的位置比猿低得多

31.2 人类的进化过程

31.2.1 一个多分支的人亚科(Hominin)谱系

现代人在没有其他人亚科成员与之进行竞争的条件下,独自在地球上生活了 4 万多年。20 世纪五六十年代,一些进化生物学家认为,地球上没有可供一种以上孕育文化的人亚科成员生存的生态空间和资源。在人亚科的系统树上,除了有一个通向粗壮南猿的分支外,其他的化石人类都位于人亚科系统树的主干上,它们分别代表着从古猿到人的某一时段,当新种从原先物种中产生出来时,原先物种也就不复存在。这就是直线进化(anagenesis)模式(图 31.5)。

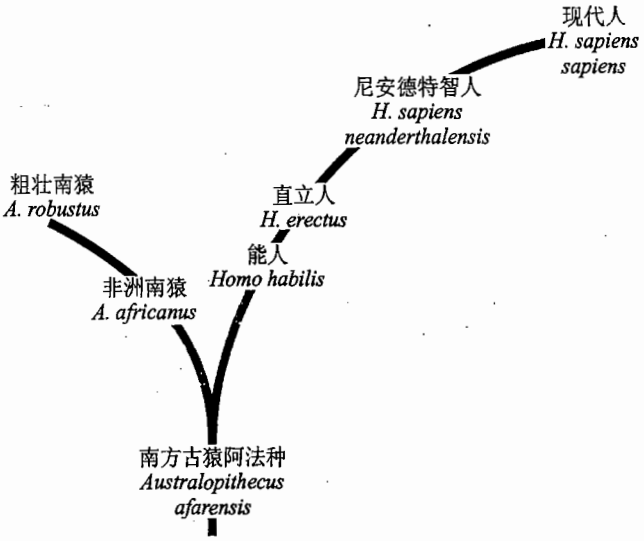


图 31.5 人亚科直线进化图解

20 世纪 70 年代后期,在肯尼亚北部出现的证据无可辩驳地证明,180 万年前,图尔卡纳(Turkana)湖畔同时有 4 种人亚科成员生活在那里,它们是:南方古猿粗壮种(*Australopithecus robustus*)、能人(*Homo habills*)、鲁道夫人(*Homo rudolfensis*)和匠人(*Homo ergaster*),人们开始摒弃直线进化模式而采用分支(Cladogenesis)模式(图 31.6)。

直到 20 世纪末,人们发现的最古老的化石人类是 440 万年前的始祖地栖猿(*Ardipithecus ramidus*)。2001 年,人们发现了距今近 600 万年的化石人类,一个是始祖地栖猿的亚种 Kadabba,一个命名为厄罗宁人(*Orrorin tugenensis*)。2002 年发现了距今 700 万年的化石人类萨赫勒人(*Sahelanthropus techadenisis*)。它们已经

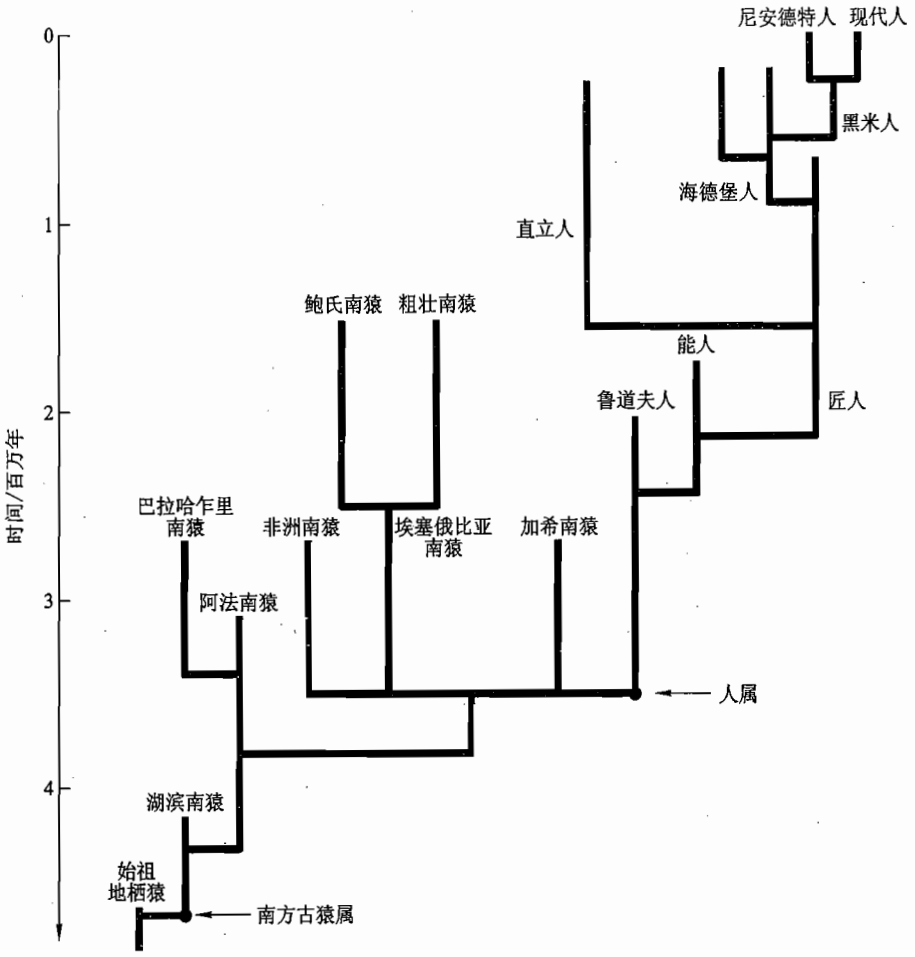


图 31.6 人亚科多分支系统树(仿 Lewin,2004)

愈来愈接近人与猿的分支点了。它们都还栖息在森林里。一些人类学家认为,最早的人亚科成员更多像猿,但是要有初步的二足行走能力和小的尖牙这两个似人的性状。在这 4 个物种中,萨赫勒人尖牙较小,尚不能确认是不是二足动物,其他都已经具有一定的二足行走的能力。

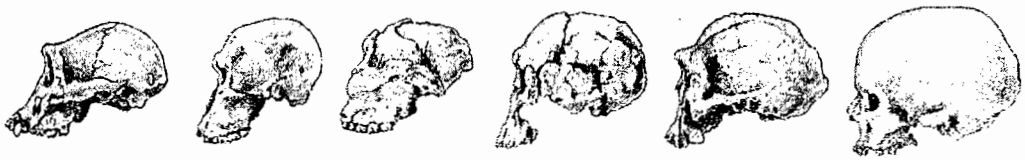
在这几种最古老的人亚科动物之后,是一个多分支的南方古猿的系谱。南方古猿(以下简称南猿)是稀树草原上小脑袋的二足猿,脑量在 400 ~ 500 mL 之间。除了具有二足习性外,其他方面都是似猿的。有两种类型的南猿:纤细型的和粗壮型的。非洲南猿(*A. aficanus*)、阿法南猿(*A. afarensis*)等化石物种是纤细型的南猿,在距今 250 万年前就先后灭绝。而粗壮南猿(*A. rotustrue*)和鲍氏南猿(*A. boisei*)等为粗壮型南猿,它们在 100 多万年前灭绝。

从纤细型南猿中产生了人属(Homo)。和南猿一样,人属也是一个多分支的系谱。能人和鲁道夫人是最早的人属成员。它们的脑量已有显著的扩大,达 600 多到 800 多毫升。它们已经能制造石器。在能人和鲁道夫人身上还保留一些南猿的属性,具有从南猿到人属的过渡特征。从能人中产生了匠人和主要分布于东亚和东南亚的直立人(*H. erectus*)。它们有一付矫健的身材,能在平地上长途跋涉,它们是草原上聪明而又机敏的杂食者。

在距今 25 万年前,由匠人演化产生一些脑量较大的化石人类。其脑量在 1 000 cm^3 以上,但仍保留不少原始特征。人类学家将他们称之为“远古智人”(*Archaic sapines*)。海德堡人(*H. heidtllergensis*)即为分布于非洲和欧洲的“远古智人”。从海德堡人产生了尼安德特人(*H. neanderthalensis*)和智人(*H. sapiens*)。在 4 万年前尼安德特人灭绝,智人成为硕果仅存的人亚科成员(图 31.7)。

31.2.2 直立姿态的进化在脑的扩大之前

1924 年,解剖学家达特(R. Dart)在南非发现了一种出自 Taung 地方的小孩头骨化石。它的脑子小,约 500mL,按单位体重的脑量来算,较大于现生大猿,但



	阿法南猿	非洲南猿	粗壮南猿	能人	直立人	智人
生存年代(百万年前)	3.6 → 3	3 → 2	2 → 1.4	2 → 1.4	1.8 → 0.3	0.2 至今
脑容量/cm^3	400	440	530	660	935	1 400
前臼齿嚼面/mm^2	107	123	179	109	99.3	69

图 31.7 几种人科成员的头骨及脑容量、前臼齿大小的比较

仍处于猿的水平。然而,他的枕骨大孔却同人一样,位于头骨基底的中央,这表明 Taung 小孩已经能直立行走(图 31.8)。达特将这种化石称为非洲南猿(*Australopithecus africanus*)。他认为,这是在已发现的化石中,与人的系统最亲近的一种已灭绝的猿。当时多数人类学家认为,只有某种大脑袋的似猿的生物才能充任人类的远祖。达特的主张引起许多人类学家的反感。这种反感使达特的发现长期湮没无闻。

图 31.8 Taung 小孩头骨化石

20 多年以后,人们在非洲发现了一个又一个新的南猿化石。多数人类学家才认可 200 万年前的南猿是早期人亚科成员。人们开始认识到,在人类进化的早期,推动进化的首先是直立行走及有关行为和结构的变化,而不是脑的扩大和语言的形成。

1976 年利基(M. Leakey)等人在坦桑尼亚的莱托里(Laetoli),大约 400 万年前沉积下来的火山灰中,发现有人亚科成员的足迹,这证明在 400 万年前已经存在能直立行走的人亚科成员。1974 年,古人类学家约翰森(D. C. Johanson)等人在埃塞俄比亚阿法(Afar)地区的哈达(Hadar)地点,发现了几百块人科化石,其中有一个女性骨架,含有 40% 的骨骼(图 31.9)。发现者

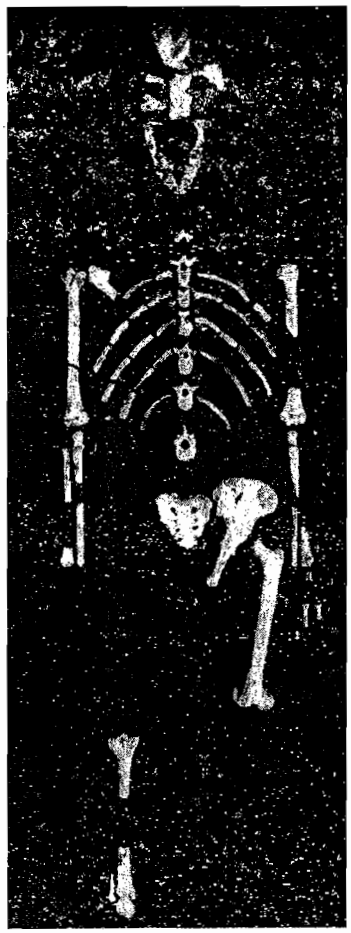


图 31.9 露西骨架(引自 Jolly,1995)

将此化石骨架命名为“露西(Lucy)”。经测定,大约距今300万年至360万年。在20世纪70年代,这是人们发现的最古老的人亚科化石,被命名为阿法南猿(*A. afarensis*)。

人们对露西进行了详尽的研究。发现她既能直立行走,又仍然是一个树木的攀援者。她的骨盆短而宽,足具有似人的脚弓,大脚趾已不能和其他脚趾对握,股骨与躯干的垂直线能形成外翻角,这一切都说明露西已经能直立行走。同时,她的指(趾)骨是弯曲的,肩关节偏向颅侧,前肢比后肢要长(与人相反),这些说明,她仍然经常攀援到树上。她的胸廓呈向下的漏斗形,显得大腹便便,不适于长途跋涉。看来,露西能在地面行走,在稀树草原上活动,但她仍然以森林作为庇护所(图31.10)。

2006年,阿莱姆塞吉德(Z. Alemseged)等人报导,他们在哈达地点又发现了一具阿法南猿化石,距今330万年左右,是一个女童的遗骸,取名为塞拉姆(Selam)。这具骨架非常完整,在露西骨架上所缺的东西,都保存下来。塞拉姆骨架支持人们对露西研究所作的主要结果,并提供了许多新的证据。例如,塞拉姆内耳的3个半规管是似猿的而不是似人的。这说明阿法南猿的二足行走还是不完善的。塞拉姆的出现为研究人类进化提供了十分宝贵的材料。

在人类进化中,直立行走最大的生存价值在于使上肢和手解放出来,为工具的进一步发展创造了条件。类人猿动物的手都有一定的抓握能力。有两种不同的抓握。一种是指掌相对的力量型抓握,另一种是大拇指和其他指相对的灵巧性抓握。猿的手长而窄,大拇指减缩,更适合力量型抓握;人的手短而宽,大拇指发育得很好,灵巧性抓捏的能力更强。在距今250万年前,粗壮南猿和能人的大拇指都发育得很好,具有比猿强得多的灵巧性抓握能力。而且在发现他们的化石的地点都发现了石器。他们可能都是石器制造者。

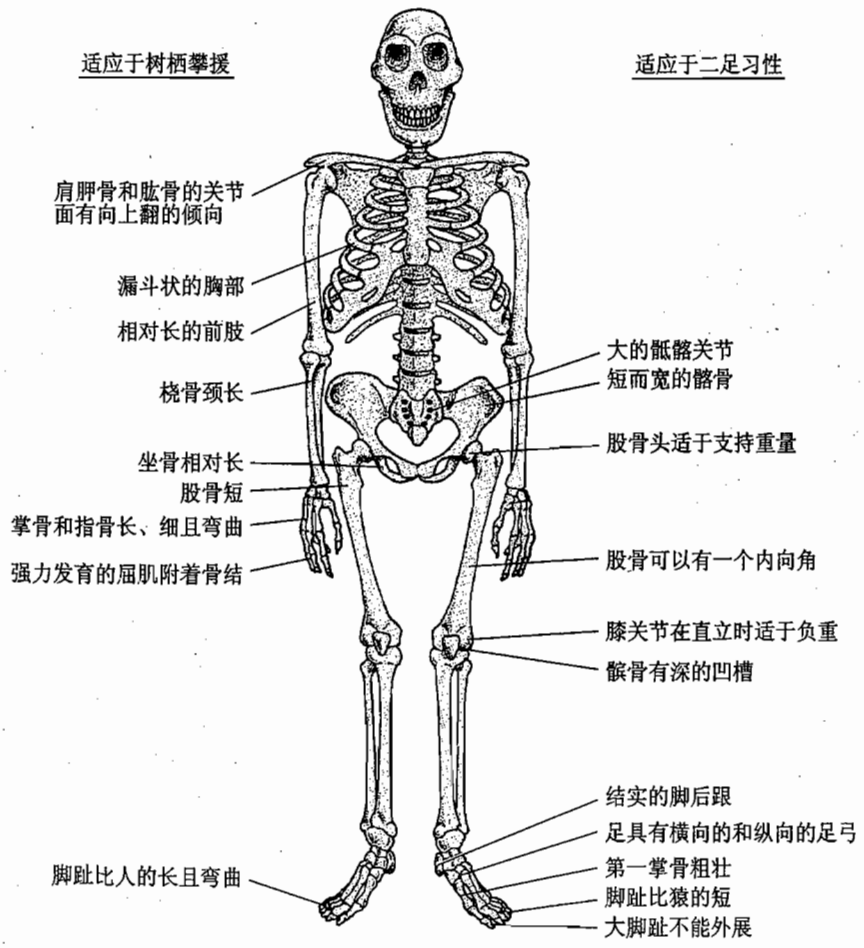


图31.10 阿法南猿对二足习性和攀援的适应(引自 Jolly,1995)

黑猩猩也能制造工具，但它只能徒手制造工具。人们曾反复训练黑猩猩用工具去制造工具，但试验都归于失败。看来，黑猩猩的智力不能使它突破徒手制造工具的局限，再向前跨越一步。250 万年前的人亚科成员却实现了这个跨越。当他们用一块石头去敲另一块石头，制造出了带刃的石片和石核。这已经不是徒手制造工具而是在用工具去制造工具。这个跨越为工具的发展开拓了广阔的前景。

在保留粗壮南猿也有制造石器的可能性的同时，人类学家认为，能人是最早的并且在人类进化过程中有重要意义的石器制造者。他不仅有一个比较发达的大拇指而且其脑容量和南猿比已经显著扩大，达680mL，比南猿大出 50%。他的臼齿比粗壮南猿小，能人是杂食者。石器可能是能人的屠宰工具。他们利用带刃的石器切开动物尸体的皮肤去获得皮下的红肉。他们去捡拾食肉动物遗留下来的尸肉，然后再用石器去宰割这些尸肉。一把带刃的石片或石块可以使能人有效地开拓新的肉食资源。这种大脑袋小颊齿的人亚科动物，作为最早的人属成员，标志着一种新的进化趋势从此开始。

31.2.3 聪明而又机敏的杂食者

能人是最早的人属成员，但在其身上还保留有一些南猿的特征，如他的指骨是弯曲的，这是一种明显适应于攀援树木的性状。能人尚属于南猿和人属之间的过渡类型。从能人中产生出直立人。从直立人那里才可看到人属是不同于南猿的另一类人亚科成员。

20 世纪 80 年代发现的“图尔卡纳（Turkana）小孩”（图 31.11），是距今约 130 万至 160 万年的直立人化石，将其和著名的“露西”骨架比较一下，就可以看出南猿和人属的差别。南猿和人属都能直立行走，但其灵活性则相差甚远。南猿的胸廓呈向下的漏斗形，而直立人是圆桶形；南猿的下肢相对短，而直立人的下肢相对长，南猿的体重和身高的比例是直立人的 2 倍，因此南猿身体显得笨重，而直立人矫健。南猿身上还有许多适于攀援的性状，在直立人身上这些性状已经消失。由此可见，南猿直立行走的灵活性是有限的，不适宜奔跑和长途跋涉，而人属则是一种更为活跃的人亚科成员。人科动物进化到直立人才最终离开了热带森林这个传统的庇护所。人们将以图尔卡纳小孩为代表的东非直立人，重新命名为匠人（*H. ergaster*）。而将直立人（*H. erectus*）专指分布于东亚和东南亚的与之相

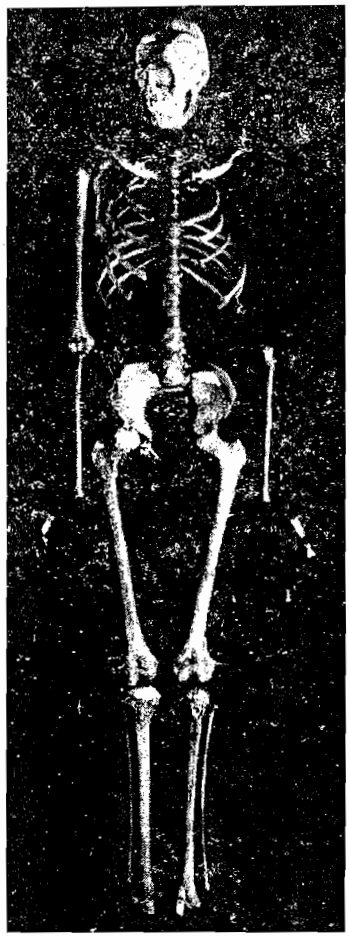


图 31.11 “图尔卡纳（Turkana）小孩”（引自 Jolly，1995）

似的化石人类，其著名代表就是“北京人”。

北京周口店的“北京人”，1927 年发现时命名为 *Sinanthropus pekinensis*，即中国猿人北京种，“北京人”（Peking Men）是俗称，现将它归入直立人（图 31.12）。周口店遗址为我们提供了直立人的生活情景。从发掘出来的头盖骨来看，前额后倾，颅骨上有明显的增强结构如眉嵴、矢状嵴和枕部骨嵴。他们的生活基地在洞穴里。他们制造了比能人所制造的更为精良的石器。在洞穴中发现用火的灰烬。灰烬有的成堆，说明北京人已会很好地管理火。在灰烬层中，发现许多被烧过的石头、骨头和朴树籽。还在洞中发现大量各种大小的哺育动物化石，大量是鹿类化石。这说明，肉食已经在“北京人”的食物中占有一定的分量。

从南方古猿到匠人/直立人，生存方式发生了很大的变化，南猿以植物性食物为主，像黑猩猩那样，偶尔捕获小动物，吃一点肉。根据以下理由，在匠人/直立人的食谱里，肉食的分量已经显著地增加了！在能人及匠人/直立人那里，石器主要是作为屠宰工具被制造

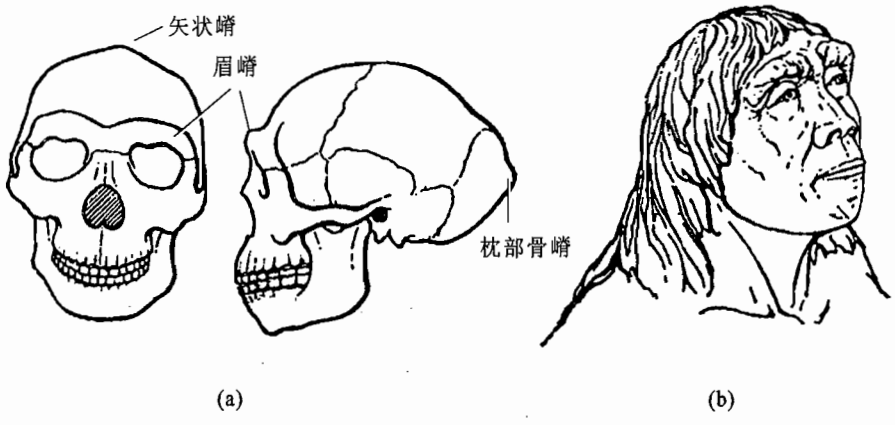


图 31.12 “北京人”头骨(a)及复原像(b)(引自吴汝康,1989)

和使用的。在人属起源后,特别在匠人/直立人的遗址里,考古纪录中动物骨骼和石器堆积在一起的状况,愈见频繁,这表明,肉食的比例在增加。和猿一样,南猿有一个大的内脏,这个性状和素食有关,而匠人的内脏已经显著变小,这被认为和肉食有关。脑是最耗能的器官,肉食是热量和蛋白质最富集的食物,只有在食物中大大提高了肉食的比例,人属才能形成超过南猿的脑量。当肉食不再是偶尔享用的美食,而是食物中一种不可或缺的成分,这就意味着,人属必须在食肉动物的生态位中占据一席之地,这对于早期人属是一种富有挑战性的事件。

当人类完全地离开森林,面对广阔草原时,人类体质上软弱的一面更加凸显出来:人没有锐利的尖牙和爪,行走的速度显著地低于四足动物,既逃脱不了食肉动物的追捕,又追赶不上食植动物。这时人自身天然装备不够用了,而不得不更多地依靠不断发展的工具,作用于自然界求得生存和发展。去开发新的食物资源,占据新的生态位(图 31.13),粗壮南猿制造石器的传统随着它们灭绝而中止。能人制造石器的传统却被匠人/直立人继承,并得到进一步的发展。

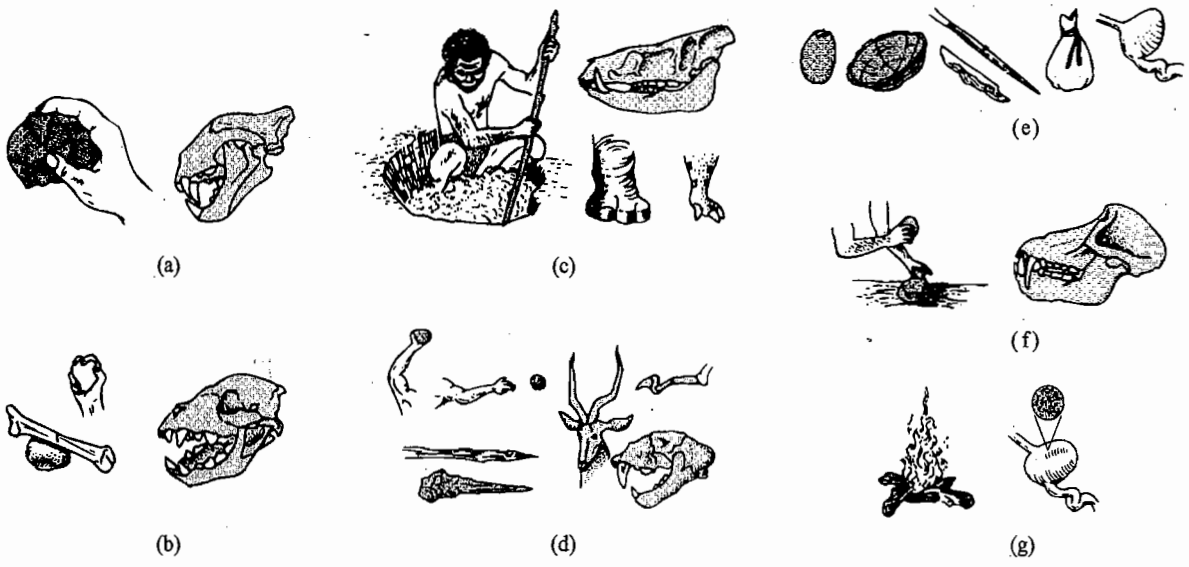


图 31.13 旧石器时代工具的功能类似于某些动物的器官 (a) 石片,类似于食肉动物用以切割肉的尖牙;(b) 锤和钻,类似于鬣狗咬碎骨头的牙齿和颌骨;(c) 挖掘棍,类似于野猪的鼻和牙,象等动物的足;(d) 投石、棍棒、矛,类似于食肉动物的尖牙和爪、羚羊的角;(e) 携带装置和容器(木制串肉签、树皮托盘、鸵鸟蛋壳、龟角),类似于动物的胃;(f) 锤和钻,类似于狒狒咬碎坚果的颊齿;(g) 火,类似于食植动物的胃,其中有能帮助消化的微生物(引自 Stein,1996)

在距今250万年到24万年，为旧石器时代早期，能人、匠人、直立人创造了这个时期的石器文化。最早的石器称为奥杜威(Oldowan)文化。石器制造者用石鼓去敲击另一块砾石，打下石片，石核和石片都可能形成锐利的刃边(图31.14)。前者成为砍砸器等工具，后者成为刮削器等工具。制造这样的工具带有很大的随意性，打成什么样子，就是什么样子。到了距今70万年，出现了手斧(图31.15)，这是一种两侧对称的石器。这是石器制造者按一定程序和规则打制出来的。以手斧为代表的石器打制技术称为阿舍利(Acheulean)技术。在周口店和东亚直立人遗址很少发现手斧，但也有反复加工修理过的精致石器，如尖状器。匠人和直立人的石器多达12种，比奥杜威石器数量更多，而且更为有效。这个时期的石器主要是用来宰割尸肉和挖掘地下块根和块茎，旧石器时代早期人类另一个伟大的技术发明是对火的利用。

实验证明奥杜威石器是一种有效的屠宰工具。然而，直到距今40万年，还没有任何一件可以称得上是武器的工具，可以用来捕猎大型食草动物。对旧石器时代早期遗址中的15块动物骨骼化石，用电子显微镜进行检查，发现有5块，上面的切割痕和咬痕互相重叠，而且咬痕在下面，切割痕在上面，这表明，在食肉动物部分享用了骨头上的肉以后，原始人才用石器剔下剩余的红肉。这意味着，原始人可能是捡拾尸肉来获得肉食的。然而，这并不像一些人所说的那样，是简单的动物式搜寻。对原始人来说，这是一种富于挑战性的谋生活动。

人在草原上，不仅面对多变的气候，而且面临强大的天敌，有猎豹、狮子等凶猛的肉食动物，有老鹰、鬣狗等同样凶狠的食尸动物。它们是原始人不可正面与之较量的竞争者。在稀树草原上的水边林地，原始人要在猎豹、狮子饱餐一顿刚刚离去，老鹰、鬣狗尚未到来时，取走剩肉是相当困难的。为了拾取到残肉，并将新鲜尸肉运到安全的地方进行屠宰，原始人需要及时准确地获得有关的信息，需要一个精确的有深度的计划，需要同伴之间密切的配合与协作以及与之相适应的食物共享机制，需要能熟练地制造和使用工具。无论是对付凶恶的天敌，还是协调群体的行为，都需要较高的智力。灵长类动物着迷于结盟和谋略的癖好，现在不

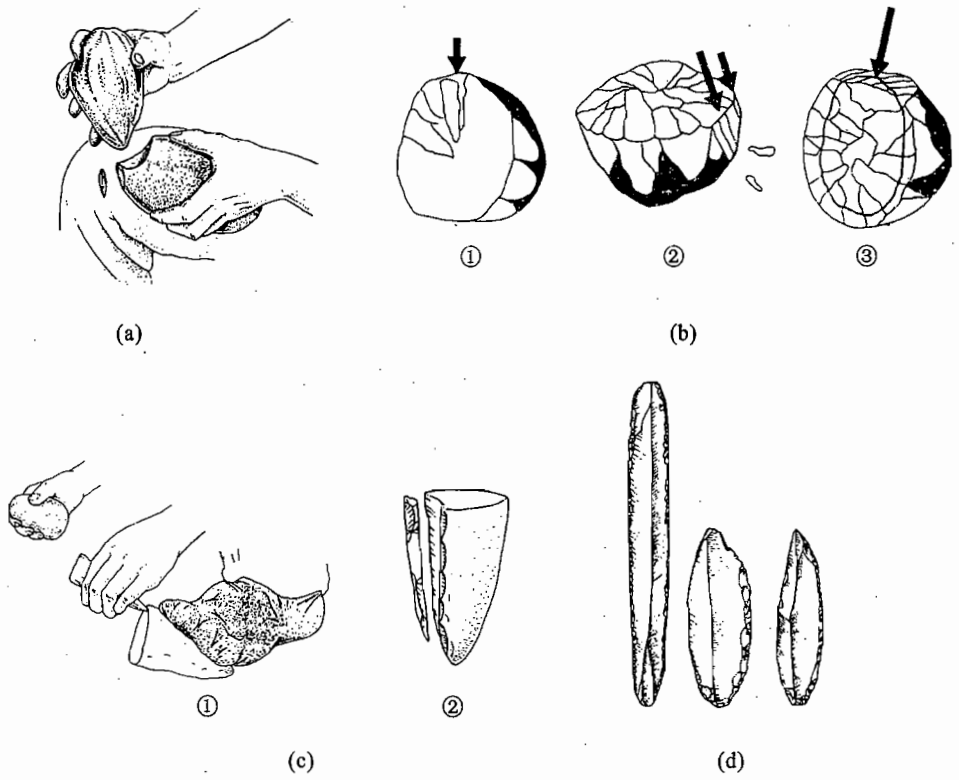


图31.14 石器制造技术 (a) 奥杜威技术：用一块石头敲击另一块石头，打下石片。带有刃片的石片和石核都可能成为工具。(b) 勒瓦娄锡技术：① 打出一个微凸的平面；② 在平面的一端打出一个平台；③ 打击台面，打出成型的石器。(c) 石叶技术：① 从制备好的石核上打出石片；② 石片从石核上剥离出来。(d) 几种石叶工具(引自 Jolly,1995)

图 31.15 手斧(引自 Newton,1996)

仅应用于群体内部的竞争,而且用于解决生存问题。人属日益复杂的生存方式同群体内复杂的社会关系一起成为推动智力发展的动力。在法国舒宁根(Shoeningen)出土了距今 40 万年的 3 根木矛,标志着人们已经能捕猎大型食草动物,协作狩猎继续有力地推动人类智力的发展。

从南猿到人属,生长发育节律发生了重要的变化。新生儿要通过母亲骨盆的开口来到世上,而骨盆开口是有限度的。就现代人而言,它的高限是能让脑量为 385 cm^3 左右的新生儿通过。成年大猿的脑容量仅为 400 cm^3,新生儿的脑量为 200 cm^3,即为成年大猿脑量的一半,出生时不会发生任何困难。智人的脑量平均为 1350 cm^3,新生儿必须提前到他的脑量不到成人脑量的 1/3 时出生,才能通过骨盆开口。从进化观点看,人亚科成年脑量超过 770 cm^3,将脱离似猿的生长型式,新生儿必须提前出生。南猿属于猿的生长型式,能人正处于猿与人生长型式的分歧点上,而匠人/直立人则明显地倾向于人的生长型式。

人属脑容量的增大引起初生儿的提前出生。而提前出生的初生儿是不能自助的,要经历一个较长的儿童期。在动物中唯有人属才有这种现象。提前出生本来是一种生物学上的需要,由于它为儿童学习生存技能,学习传统和社会习俗等创造了条件,从而具有重要的社会意义。人类只有在幼年通过长期高强度的学习才能按照人的方式去生活。

在人类进化史的匠人/直立人阶段,有若干个意义重大的第一次;第一次按规制来制造工具,第一次主动地狩猎大型食草动物,第一次出现家庭基地或营地,第一次使用火,第一次显示出有漫长的童年,第一次走出非洲。这些第一次说明不仅在体质上,而且在生活方式上已经超越了猿,他不再是似猿的而是似人的。但是,我们又不能把他们的生存方式设想得过于现代了,在整个旧石器时代早期,石器技术长期处于停滞不前状态,只有等到语言和象征思维有了充分的发展,技术革新的速度才会加大,在那以后,生存方式才是完全的人的生存方式,即现代人的生存方式。

31.2.4 旧石器时代中、后期人类

从距今 250 万年到 15 万年属于旧石器时代的早期,能人、匠人、直立人创造了这个时期的文化。从距今 15 万到 4 万年属于旧石器时代的中期,尼安德特人创造的莫斯特(Mousteria)文化是这个时期文化的代表。从距今 4 万年到 1 万年属于旧石器时代晚期,这是智人的时代。

人类学家曾经把脑容量 1300 cm^3 作为智人和匠人/直立人之间的界河,有两种人达到这个标准,一是尼安德特人(Neanderthals),一是现代人。因此,人们曾经把它们看作智人的两个亚种。现在把他们看作两个物种,尼安德特人的学名是 *H. neanderthalensis*,智人是 *H. sapiens*(图 31.16)。

尼安德特人(以下简称尼人)是旧石器时代中期

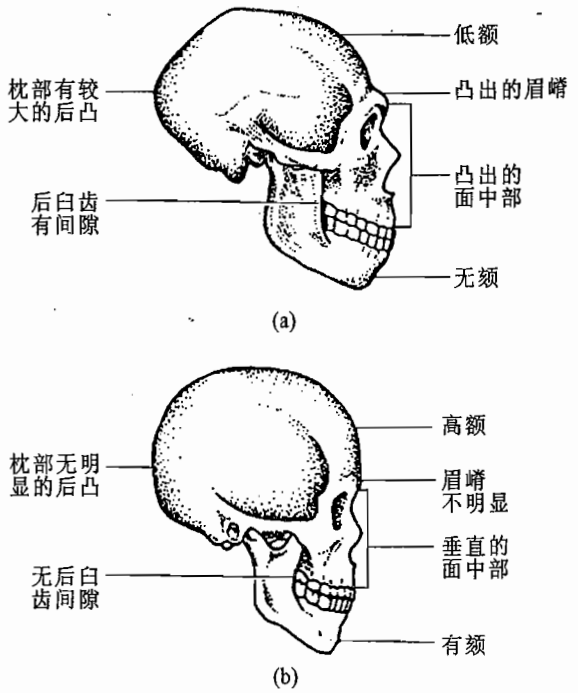


图 31.16 尼人(a)与现代人(b)的比较

广泛分布于欧洲和西亚的一种人属成员，尼人化石最早距今20万年左右，到4万年左右灭绝，尼人身体矮，男人不过1.5 m，脑容量稍大于现代人平均约为1485 cm^2，头骨较直立人平滑，但仍保有眉嵴，额骨较低，枕骨有较大的后凸，面中部前突，没有下颏。

在大约20万年前出现了勒瓦娄锡技术(Levallois)。这种技术先对石核进行加工，第一步打出一个微凸的平面，再在平面的一端敲出一个台面，然后打击台面，打出成型的石器。与阿舍利技术相比，用同样数量的燧石，勒瓦娄锡技术可以打出切割刃边更长的石器。勒瓦娄锡技术促进了旧石器时期中期莫斯特文化的发展。莫斯特文化是尼人的文化。尼人改进了勒瓦娄锡技术，从一块石核可取得更多的石片，然后对这些石片再精细地加工修整。莫斯特工具更加多样，石器种类多达60多种，包括刨木用的具凹口的石片和许多种可装在木棒上作成矛的尖状器。这使他们能更好地获得和利用食物资源。尼人是衣服的制造者，这使他们可以生活在寒冷地区。有证据表明，尼人对死者进行仪式性埋葬，残疾人在人群中受到照顾。在这些方面都超过了匠人/直立人。

小雕像、洞穴画、身体饰物是象征思维的产物，过去认为它们仅仅出现在旧石器时代晚期，为智人所创造，现在这个界限已被突破。例如，法国甘塞(Quencay)的钟乳洞(Crotte du Renne)遗址是尼人的遗址，在那里发现一组穿孔的兽牙组成的饰物，过去认为只有旧石器时代晚期的智人才能创造这种饰物。

智人是硕果仅存的人亚科成员。最早发现的化石智人是克罗马农人(Cro-Magnon)。和尼人不同，智人有比较修长的身材，不那么粗壮，面部较扁，头骨较高，头骨骨壁较薄。早在约20万年前，智人已现身于化石记录。在旧石器时代晚期，距今4万年前，智人创造了比尼人及其他人亚科成员所创造的更为发达的文化，尼人及其他人亚科从此消失了。

在4万年前智人创造了石叶技术，实现了石器打制技术上又一次重要革新。人们先从精心制备好的石核上打出窄而长的石片，然后再加工成各种工具和武器。它比勒瓦娄锡技术更加先进。从同样大小的石块打制出可用的刃口，是勒瓦娄锡技术的10倍。这时骨器也有了很大发展，包括矛、投枪、渔叉、鱼钩及有眼的针。有一种用于投掷武器的投矛器，是人类发明的第一个人工推动工具(图31.17)。这时工具的种类达100多种。现代智人在4万年前不仅创造了石叶技术，他们创造了雕像(图31.18)、洞穴绘画等形式的艺术，他们用笛子和哨子来吹奏音乐，他们制作了精美的装饰品，包括各式各样的珠子、穿孔的象牙、垂饰、手镯等。在旧石器时代后期智人表现出空前的感知力和创造力。在这之前，工具和技术的发展是以10万年的时间尺度变化着；而在这之后，是以千年为尺度变化着，并且继续加速度地向前发展。

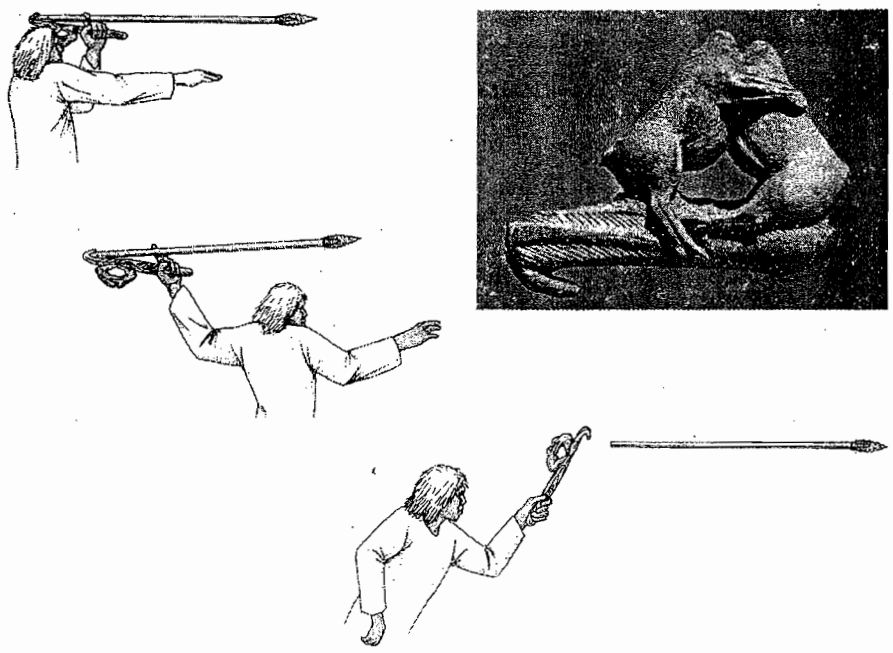


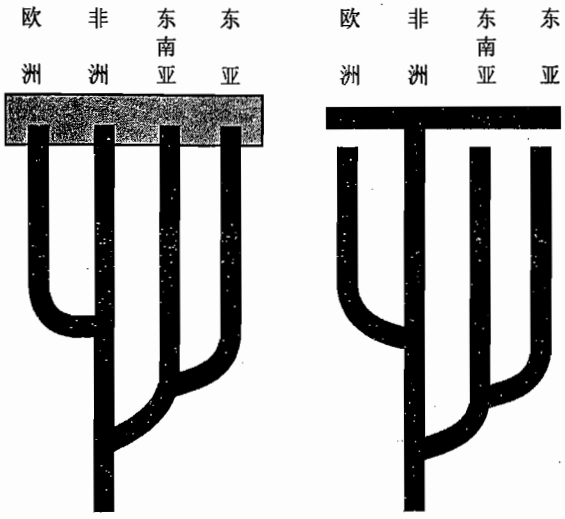
图31.17 投矛器(引自Jolly,1995)

图 31.18 “维纳斯”小雕像(引自 Stein,1996)

在承认语言和象征思维有着古老渊源的条件下,我们同时看到在距今 4 万至 3.5 万年前,语言和象征思维获得了一次跨越式的发展。在这之前,象征物只是偶尔显现,无论在时间上还是在空间彼此都相距甚远,而在这之后则是簇拥而来,人们相信,到了旧石器时期晚期,人们具有了能充分表达的语言和比较发达的象征思维,创造力得到空前提高,只有到这时,人类才确立了完全属于自己的人的生活方式和生存方式。

31.2.5 现代人起源于何时何地

在距今 4 万至 3 万年,尼人及其他早期智人消失了,现代智人分布到世界各地。现代人从何而来?对此有两种不同的学说(图 31.19)。



(a) 多地域起源假说 (b) 单一起源假说

图 31.19 现代人起源两种观点图解

一种是多地域起源假说。某些人类学家根据化石证据主张,现代智人从原先分布于旧大陆各地的早期智人进化而来。现代人类种族所表现出来的地区多样性是直立人走出非洲后的 100 多万年时间里形成的。他们认为,不管人类种群居住在何种环境之中,他们不是依靠自身器官的变化,而是依靠发展合适的工具去适应环境。他们又都是通过脑的进化和提高认识能力做到这一点。因此,不同地区的人都彼此平行地从直立人到早期智人再到现代人。他们相信,邻近种群之间存在基因交流,使今天的人类同属一个物种。

和上述多地域起源学说对立的是单一起源学说。这个学说认为现代智人起源于 10 万年前的非洲,再从非洲扩散出去,最后完全代替了尼人和原来生活在其他各地的早期智人。这个学说现在获得以下证据的支持。

在 20 世纪 80 年代以前,在西亚以色列一带发现的尼人化石断代在 6 万年之前,而现代人化石在 4 万至 5 万年前,这个顺序曾经是现代人是由尼人演变而来的有力证据。80 年代用更先进的方法重新测定,这个顺序倒了过来。这地区现代人化石大多早于尼人化石 4 万年之久,因而尼人不可能是多地区模式所描述的是欧洲和西亚地区现代人的祖先。

对现代人类细胞线粒体 DNA 分析发现,今日全球人类种群的线粒体 DNA 十分一致。研究发现,撒哈拉沙漠以南的非洲人 DNA 差异比世界其他各地人群的差异相对要大。单一起源学说的支持者认为,这与他们的预测是一致的,全球人类的线粒体 DNA 十分一致说明全球现代人有一个单一起源。撒哈拉沙漠以南非洲人的 DNA 差异较大,因为现代人起源在那里,因此在那里不同种群之间有最长的时间去发展遗传的多样性。

分子生物学家从欧洲发掘的尼人化石中成功地提取到线粒体 DNA,发现它和现代人的线粒体 DNA 之间存在很大差异。这个结果看来又是支持单一起源学说的。正如研究者自己所指出的,由于供检测用的尼人线粒体 DNA 仅仅来源于一个化石标本,尚不能作出最后结论。现代人的起源问题还在探索之中。

思考题

1. 选择题:从猿到人的演化过程中,几个重要性状出现的次序是:
   a. 脑的扩大→制造石器→直立行走
   b. 直立行走→制造石器→脑的扩大
   c. 新生儿提前出生→脑的扩大→制造石器
   d. 制造石器→直立行走→脑的扩大
   e. 走出森林→直立行走→制造石器
2. 黑猩猩有哪些行为和人的行为相似,这给我们什么启示?
3. 在20世纪后叶,人猿超科的分类发生了重大变化,其根据是什么?
4. 为什么说南猿和人属是两种不同类型的人亚科成员?
5. 为什么说早期人属在稀树草原捡拾尸肉,不是一般动物式搜寻而是富于挑战性的谋生活动。
6. 试论述制造石器在人类进化中的意义。
7. 在匠人/直立人阶段有哪6个第一次,说明他们的生活方式,有了从猿的生活方式向人的生活方式的意义重大的转变。
8. 有什么证据说明现代人类来自非洲?

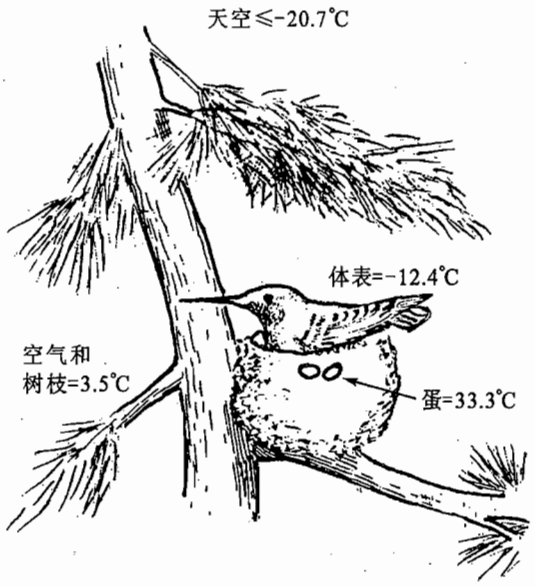
第7篇

生态学与动物行为

32 生物与环境
33 种群的结构、动态与数量调节
34 群落的结构、类型及演替
35 生态系统及其功能
36 动物的行为

32 生物与环境

32.1 环境与生态因子
32.2 生物与非生物环境之间的关系
32.3 生物与生物之间的相互关系



蜂鸟及其巢周围的小气候示意图
(引自 Patinan,1984)

生物的生存需要一定的环境条件。在宇宙中,哪里具备了生物生存的环境条件,哪里就会出现生物。生物与环境是互相影响、互为依存条件而又不可分割的统一体。鱼儿离不开水,花儿离不开阳光,人类离不开新鲜的空气、洁净的淡水和充足的食物。脱离了环境的生物是不可想象的,然而,如果没有生物,环境也就失去了它的意义,包围在地球外面的整个大气圈、水圈和气候状况都是在和生物相互作用中形成并正处在与生物的密切作用之中。为什么大量砍伐森林会使土壤贫瘠、沙土飞扬和气候干旱?这不正说明环境对生物有同样的依赖关系吗?

地球上的生物不仅彼此之间互相联系、互相影响,而且也和整个地球的非生物环境密切结合在一起,构成一个统一的生态系统。人类的过去、现在和未来都与其他生物及其生存环境不可分割地联系在一起,共同处在一个休戚与共的巨大生态系统之中。因此,我们必须如实地把人类自身看成是整个大自然的一个有机组成部分,任何使大自然的平衡受到破坏的行为也必然会给人类自身带来不利。研究生物、人类和环境之间这种错综复杂关系的科学就称为生态学(ecology)。

32.1 环境与生态因子

32.1.1 环境与生态因子是两个重要的概念

环境(environment)是指某一特定生物体以外的空间及直接、间接影响该生物体生存的一切事物的总和。环境总是针对某一特定主体或中心而言的,离开了这个主体或中心也就无所谓环境,因此环境只有相对的意义。在环境科学中,一般以人类为主体,环境是指围绕着人群的空间以及其中可以直接或间接影响人类生存和发展的各种因素的总和。在生物科学中,一般以生物为主体,环境是指围绕着生物体或者群体的一切事物的总和。

生态因子(ecological factor)是指环境中对生物的生长、发育、生殖、行为和分布有着直接影响的环境要素,如温度、湿度、食物、氧气和其他相关生物等。生态因子是生物生存所不可缺少的环境条件,也称生物的生存条件。生态因子也可认为是环境因子中对生物起作用的因子,而环境因子则是指生物体外部的全部环境要素。

生态因子的种类虽然很多,但可根据其性质归纳为5类,即气候因子、土壤因子、地形因子、生物因子和人为因子。把人从生物因子中分离出来是为了强调人的作用的特殊性和重要性。人类的活动对自然界和其他生物的影响已越来越大并越来越带有全球性,分布在地球各地的生物都直接或间接受到人类活动的巨大影响。

32.1.2 生物对生态因子的耐受性是有限度的

早在1840年,德国化学家李比希(Justus von Liebig,1803—1873)就认识到了生态因子对生物生存的限制作用,他认为,作物的增产与减产是与作物从土壤中所能获得的营养物的多少呈正相关的。这就是说,每一种植物都需要一定种类和一定数量的营养物,如果其中一种营养物完全缺失,植物就不能生存,如果这种营养物少于一定的量而其他营养物又都足够的话,那么植物的生长发育就决定于这种营养物的数量,这就是李比希的最小因子法则(law of the minimum)。

最小因子法则实际上对温度和光等其他生态因子都是适用的。1913年,美国生态学家谢尔福德(V. E. Shelford,1877—1968)在最小因子法则的基础上又提出了耐受性法则(law of tolerance)的概念,就是说生物对每一种生态因子都有其耐受的上限和下限,上、下限之间就是生物对这种生态因子的耐受范围(图32.1)。对同一生态因子,不同种类的生物耐受范围是很不相同的。例如:鲑鱼对温度的耐受范围是0~30 ℃,最适温是22 ℃;南极鳕所能耐受的温度范围只有-2~2 ℃。根据生物对生态因子耐受范围的宽窄,可将生物区分为广温性和狭温性、广湿性和狭湿性、广食性和狭食性、广栖性和狭栖性等。一般说来,如果一种生物对所有生态因子的耐受范围都是广的,那么这种生物在自然界的分布也一定很广,甚至是世界性分布,反之亦然。

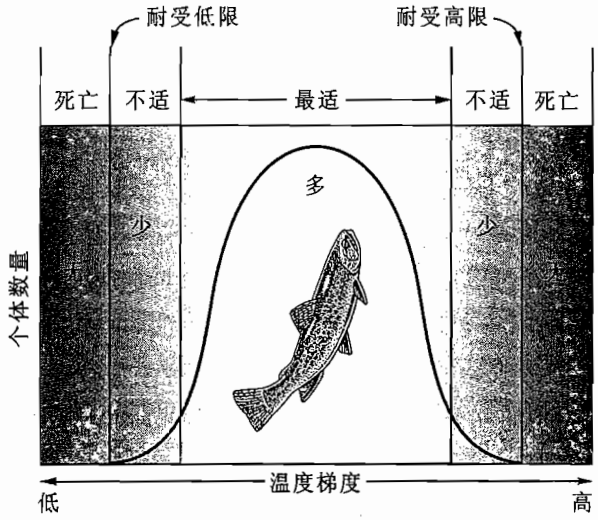


图32.1 生物对温度的耐受范围(仿Smith,1980)

32.2 生物与非生物环境之间的关系

32.2.1 没有水就没有生物

水的重要性首先表现在水是任何生物体都不可缺少的组成成分。生物体的含水量一般为60%~80%,从这个意义上讲,没有水就没有生物。这是由于生物的一切代谢活动都必须以水为介质,生物体内营养的运输、废物的排除、激素的传递以及各种生化过程都必须在水溶液中才能进行。其次,各种生物之所以能够生存至今,都有赖于水的一种特性,即水在3.98 ℃时密度最大,这对地史上的冰河时期和现今寒冷地区生物的生存和延续来说是至关重要的。此外,水的热容量很大,因此水体温度不像大气温度那样变化剧烈,这

样,水就为生物创造了一个非常稳定的温度环境。

对陆生植物来说,失水是一个严重的问题。一株玉米一天大约需要 2 kg 水,夏天一株树木一天的需水量约等于其全部叶鲜重的 5 倍。一般说来,植物每生产 1 g 干物质约需水 300 ~ 600 g。依据植物对水的依赖程度可把陆生植物分为湿生植物、中生植物和旱生植物,而把水生植物分为沉水植物、浮水植物和挺水植物。

水的溶氧量是水生生物最重要的限制因素之一,在每升水含氧 7 ml 的情况下,鱼类每获得 1 g 氧气,必须让 1 000 000 g 的水流过它的鳃,而陆地动物每获得 1 g 氧气只需吸入 5 g 空气就够了。显然要想从水中摄取氧气,水生动物所需要的能量要比陆生动物多得多。氧气在水中的分布是极不均匀的,因此水生生物的呼吸常会把局部水域的氧气耗尽,造成缺氧环境并可减缓或中止生命过程。

32.2.2 阳光是生命的能量源泉

阳光不仅为生物创造着适于生存的温度条件,而且也为一切生命活动提供了取之不尽的能源。绿色植物只有借助于光合作用才能在叶绿体中把从外界吸收的二氧化碳、水和无机物结合成有机物质,一切其他生物,包括所有的动物和人都必须依赖这些有机物质为生,并从中获得它们生长和活动所需要的能量。

自然光是由不同波长的光组合而成的,不同波长的光对生物的意义也不相同。380 ~ 760 nm 波长的光对生物是最重要的(1 nm = 10^{-9} m),因为这不仅是一般动物视觉器官所能感受的光波范围,而且也是绿色植物光合作用能够吸收的光波范围,特别是波长为 760 ~ 620 nm 的红光和波长为 490 ~ 435 nm 的蓝光对植物的光合作用最为重要。.

光在水中的穿透性限制着植物在海洋中的分布,只有在海洋表层的透光带内,植物的光合作用量才能大于呼吸消耗。在透光带的下部,植物光合作用量刚好与植物呼吸相平衡之处就是所谓的补偿点,如果海洋中的浮游藻类沉降到补偿点以下而又不能很快回升到表层时,这些藻类便会死亡。

由于动植物长期生活在具有一定昼夜变化格局(L:D)的环境中而形成了各类生物所特有的对日照长度变化的反应方式,这就是生物的光周期现象(photoperiodism),如植物在一定光照条件下的开花、落叶和休眠,以及动物的迁移、生殖、冬眠和换毛换羽等。光的季节变化和昼夜变化是地球上最严格、最稳定的周期变化,因此也是生物节律最可靠的信号系统,对很多生物的生活史和生殖周期起着重要的调控作用。为什么每年春季迁飞鸟类都能按时到达营巢区,而秋季又能在大体相同的日期飞回越冬地?为什么这些鸟类在不同年份迁来和飞走的时间都不会相差几天?这一切都是由日照长度的周期变化所决定的。在日照长度周期变化的长期作用下,各种生物都形成了自己所固有的活动节律,以便使它们的活动与环境条件的周期变化保持同步,从而有利于生物的生存(图 32.2)。

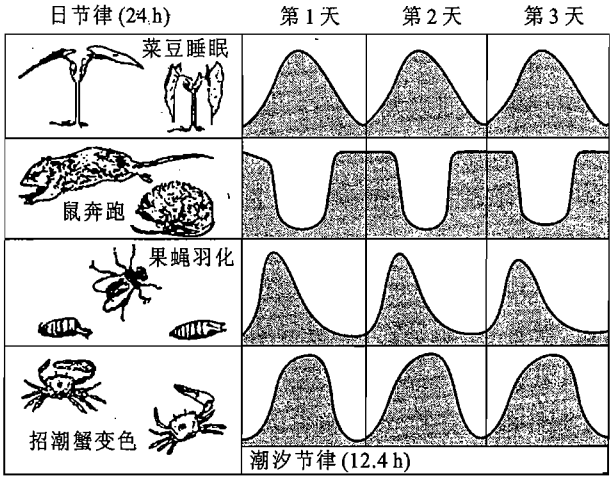


图 32.2 各种生物活动的节律性(改绘自 Smith,1996)

32.2.3 温度限制着生物的分布

温度是一种无时无处不起作用的重要生态因子,任何生物都是生活在具有一定温度的外界环境中并受着温度变化的影响。地球表面的温度条件总是不断变化的,在空间上它随纬度、海拔高度和各种小生境而变化;在时间上它有一年四季的变化和一天的昼夜变化。温度的这些变化都能给生物带来多方面的深刻影响。

地球表面的温度可以相差几千度,但生物所能耐受的温度范围大约在 -272 ~ 300 ℃之间。轮虫和线虫能够耐受接近绝对零度的低温,它们在 -253 ℃的温度下能够以隐生状态存活;如果是在脱水干燥的情况下,它们甚至能够在 -272 ℃的极低温度下保存生命,此时它们会完全中止新陈代谢,但仍保存着复苏的可能性。细菌、酵母菌、真菌、植物的孢子和种子以及原生动物的包囊等,都能在极低的温度下维持生命。相比之下,生物对高温的耐受能力就很有限了,在美国黄石国家公园高达 85.2 ℃的温泉中生活着很多原生动物的包囊和蓝细菌,还有人在 88 ℃的温泉中找到过细菌和蓝细菌,尤其特殊的是生活在深海热裂口附近的细菌竟

能耐受300 ℃以上的高温。以上提到的生物所能耐受的最高和最低温度极限是对整个生物界而言的,但对大多数生物来说却只能在一个窄小的温度范围内生存,通常是在0~45 ℃之间。

冰点以下的低温会使生物体内形成冰晶而造成冻害,冰晶的形成会使原生质膜破裂并使蛋白质失活与变性。高温可减弱光合作用,增强呼吸作用,使植物的这两个重要生理过程失调,还可破坏植物的水分平衡,促使蛋白质凝固和有害代谢产物在体内的积累。高温对动物的有害影响主要是破坏酶的活性和蛋白质凝固变性等。哺乳动物一般不能耐受42 ℃以上的温度,鸟类难以耐受48 ℃以上的高温。多数昆虫、蜘蛛和爬行动物都只能耐受45 ℃以下的温度,温度再高就可能引起死亡。

极端温度常常成为限制生物分布的重要因素,例如,由于高温的限制,白桦、云杉不能在华北平原生长;苹果、梨、桃不能在热带地区栽培;菜粉蝶不能耐受26 ℃以上的高温,所以26 ℃就是这种昆虫分布的南限。低温对生物分布的限制作用更为明显,对植物和变温动物来说,决定其水平分布的北界和垂直分布上限的主要因素就是低温,例如,橡胶分布的北界是北纬24°40′(云南盈江),海拔高度的上限是960 m(云南盈江);东亚飞蝗分布的北界是年等温线为13.6℃的地方。温度和降水这两个生态因子的共同作用决定着生物群落在地球表面分布的总格局(图32.3)。

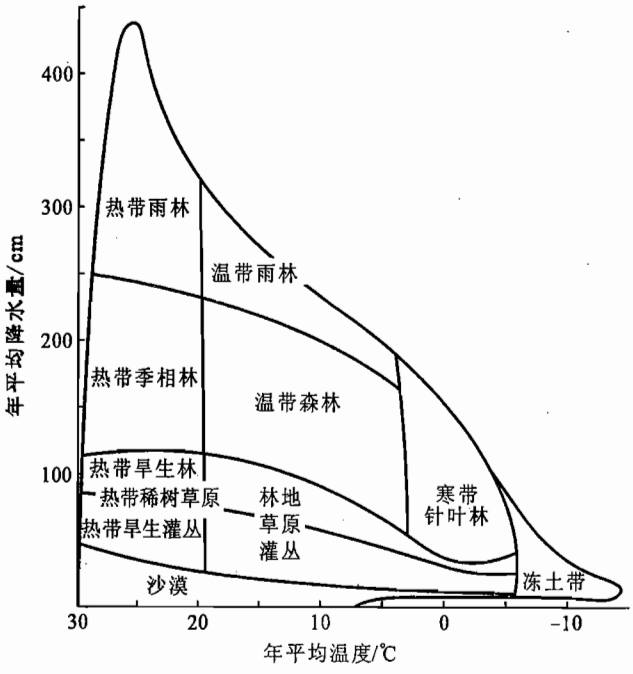


图32.3 温度与降水决定着群落在地球上分布的总格局(仿Whittaker,1970)

32.3 生物与生物之间的相互关系

32.3.1 食植和捕食是群落中最常见的种间关系

食植现象(herbivory)是指动物吃植物,几乎找不到一种植物是不被动物所取食的,而在动物中,从低等动物到高等动物,都有许多专门以吃植物为生的种类。动物吃植物是自然界食物链的基础,也是食物链的基础环节,而食物链的其他环节都有赖于这一环节的存在,可见一切动物都直接或间接地依赖植物为食。食植动物的数量对植物的数量有显著影响,而后者反过来又限制着动物的数量,在长期进化过程中,这种相互关系已经形成了一种微妙的平衡。植物的生产量足够养活所有动物,而被动物吃掉的往往只是植物生产量中"过剩"的那一部分。

捕食现象(predation)是指动物吃动物,也是物种间最基本的相互关系之一。前者称捕食者,后者称被食者或猎物。捕食者是构成复杂食物链的必要环节,它通常位于食物链和营养级的较高位置或顶位。捕食者的存在使生态系统中的营养物和能量流通渠道变得多样化,并且提高了生态系统中能量的利用率,使生物之间的关系变得更加错综复杂。由于捕食现象是在长期进化过程中形成的,所以捕食者和被食者在形态、行为和生理上都有着多方面的适应性,这种适应的形成常常表现为协同进化(coevolution)的性质。如被食者在捕食的压力下在形态上常利用毒丝、毒腺、墨囊、坚硬的外壳、隐蔽色、警戒色和拟态等进行自卫;在行为上利用变色、恐吓、发出可怕的声音、排放恶臭气味、穴居、集群和迅速移动等方式进行防卫,但一切防卫都只有相对的意义,只能减少捕食而不能完全避免捕食。

32.3.2 两个物种因利用同一有限资源而发生竞争

物种间的竞争关系(competition)是高斯(G. F. Gause)在1934年首先用实验方法观察到的。他把大草履虫(*Paramecium caudatum*)和双小核草履虫(*P. aurelia*)共同培养在一个培养液中,用杆菌作为它们的食物,结果总是一种草履虫战胜另一种草履虫,大草履虫最终总不免被排除掉(图32.4)。有人用藻类把两

种近缘水蚤养在一个容器内，在最初3周内，由于水蚤数量少，对食物竞争不激烈，所以两种水蚤的数量都有增加，但此后随着竞争的加剧，导致其中适应较差的一种水蚤被排除。由此可知，当两个物种利用同一有限资源时，便会发生种间竞争。两个物种越相似，它们共同的生态要求就越多，竞争也就越激烈。因此生态要求完全相同的两个物种在同一环境中就无法共存，这就称为竞争排除原理。

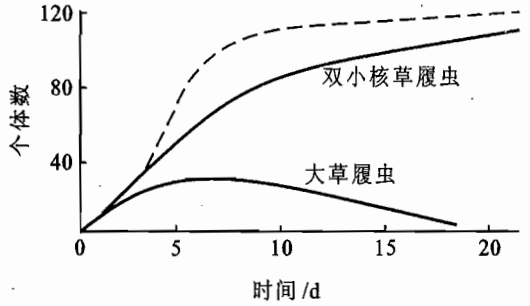


图32.4 两种草履虫在食物有限、空间有限条件下的竞争 图中虚线表示双小核草履虫在没有竞争情况下的生长曲线(引自 Gause,1934)

自然界存在着很多种间竞争的实例，例如，几十年前有一种欧洲百灵被引入了北美洲，它同本地的草地百灵开始竞争食物和巢域，结果不到几年时间就取代了草地百灵而成了当地的优势种。20世纪40年代中期，橘小实蝇被输入夏威夷，通过竞争它把较早输入的地中海实蝇从滨海地区和低海拔的山地排挤到了高海拔地区。

虽然竞争常常导致一个物种排除另一个物种，但如果两个物种在其共同的分布区内发生分化，使其在食物、居住地和筑巢地的选择上略有不同，那么这两个物种就有可能在重叠分布区内长期共存。生态上的分化常常又导致形态上的分化，但形态上的种间差异只在两物种的重叠分布区内才存在，而在各自独占的分布区内则消失。例如黄土蚁(*Lasius flavus*)及其近缘种在它们共存的分布区内至少有8点形态上的差异，但在它们各自独占的分布区内，这些形态差异便变得模糊起来，这种现象称为特征替代(character displacement)，特征替代是相似物种对种间竞争在进化上表现出的一种适应。

物种之间通过竞争所发生的分化，有时是极其微小的，不一定总能被人们的眼睛所觉察到，但是从竞争原理出发，它们之间肯定会存在形态上、生理上或行为上的微小差异，而且这些差异足以保证它们的生态要求不会完全相同。这就是为什么一个森林、一片草原、一个山谷或一个湖泊中会同时生活着那么多种生物的原因，而整个大自然呈现在我们面前的是一个更加丰富多彩和琳琅满目的生物世界。竞争使大自然充满活力，生机盎然。

32.3.3 互惠共生是对双方都有利的一种种间关系

互惠共生(mutualism)中的互惠是指对双方都有利的一种种间关系，但这种关系并没有发展到彼此相依为命的程度，如果解除这种关系双方都能正常生存。而共生是物种之间不能分开的一种互利关系，这种互利已经达到了如此密切的程度，以致如果失去一方，另一方也就不能生存。

蚜虫和蚂蚁是互惠的著名事例，蚂蚁喜吃蚜虫分泌的蜜露并把蜜露带回巢内喂养幼蚁。蚂蚁常用触角抚摸蚜虫，让蚜虫把蜜露直接分泌到自己口中，同时，蚂蚁精心保护蚜虫，驱赶并杀死蚜虫的天敌，有时还把蚜虫衔入巢内加以保护。海葵和寄居蟹是海洋中最常见的互惠关系，海葵固着在寄居蟹的螺壳上，被寄居蟹带来带去，使它能更有效地捕捉食物，而海葵则用有毒的刺细胞为寄居蟹提供保护，使其不易遭受天敌的攻击。鳄鱼和小鸟之间也存在着这样的互惠关系(图32.5)。

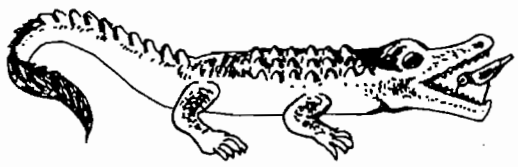


图32.5 小鸟正在鳄鱼口腔中取食蚂蟥

地球上最顽强的生物莫过于地衣了。地衣是单细胞藻类和真菌的共生体，真菌的菌丝已深深长入单细胞藻的原生质内，使二者密切结合为一体，以致生物学家已无法把它们区分开来而只能把它看成是一种奇妙的生物。组成地衣的真菌和单细胞藻彼此交换养料，共同维持水分和无机盐的平衡，共同抵抗干燥和极端的温度条件，这种密切合作使地衣比任何单一的生物更能适应恶劣的环境，因而能够占有其他生物不能占有的生境。地衣是生物界著名的开拓者，当生物试图征服火山岩坡、高寒山地和极端干旱的不毛之地的时

候，地衣总是充当开路先锋，一旦开拓成功，它就会逐渐被其他植物（如苔藓）所取代，看来它们只适合扮演先锋生物的角色。共生的另一著名实例是白蚁和多鞭毛虫，白蚁本身并没有消化纤维素的能力，它之所以能靠吃木材为生全靠生活在它肠内多鞭毛虫的帮助，因为只有靠多鞭毛虫所分泌的纤维素酶才能把最难水解的木材消化为营养素供白蚁利用。有人做过这样一个实验，即用适当的高温把白蚁体内的多鞭毛虫杀死而让白蚁存活，结果白蚁虽继续大量地吃木材但还是死于饥饿。白蚁的生存离不开多鞭毛虫，同样多鞭毛虫离开白蚁的消化管也会很快死亡。有趣的是，白蚁每次蜕皮的时候，肠内的多鞭毛虫都随着肠上皮一起被丢弃，因此蜕了皮的白蚁若虫第一件大事就是取食没有蜕皮若虫的粪便，以便重新把多鞭毛虫吃进肠内。

32.3.4 寄生与拟寄生虽然都是寄生但存在本质差异

生活在一起的两种生物，如果一方获利并对另一方造成损害但并不把对方杀死，就称为寄生（parasitism）。而拟寄生（parasitoidism）的特点则总是导致寄主死亡，这一点又使拟寄生更接近捕食现象。

寄生物通常以寄主的体液、组织或已消化好的食物为食，常常会阻碍寄主的生长、降低寄主的生殖力，但一般不引起寄主的死亡。寄生在寄主体表的称体外寄生，如蚊、虱、跳蚤、蝉和蛭等；寄生在寄主体内的称体内寄生，如疟原虫、吸虫、绦虫和蛔虫等。寄生物常常有两个或更多的寄主。寄生物在其中进行有性生殖的寄主称终寄主，在其中进行无性生殖的寄主称中间寄主，例如，华肝蛭的终寄主是人，第一中间寄主是淡水螺，第二中间寄主是鲤科鱼类。转换寄主虽然有利于寄生物的散布和减轻对每个寄主的压力，但会使寄生物遭到大量死亡，因此在长期进化过程中，寄生物发展了强大的生殖力，如人蛔虫一昼夜可产卵25万个，一年所产的卵其重量可超过产卵雌虫体重的1 700倍；牛绦虫一年可产卵6亿个，一生产卵量可达100亿！据统计，目前整个人类被蛔虫寄生的有12.60亿人，钩虫9.32亿，鞭虫6.87亿，丝虫6.57亿，此外还有3亿人被疟原虫寄生。事实上，自然界的每一种动物和植物都有各自的寄生物，这些寄生物包括细菌、病毒、原生动物、线虫、吸虫、绦虫、节肢动物以及某些较高等的植物如菟丝子和槲寄生等。

拟寄生现象在昆虫中极为普遍，凡是昆虫对昆虫的寄生都属于拟寄生，几乎所有昆虫都被某种其他昆虫所寄生，主要是寄生蝇和寄生蜂（图32.6）。寄生昆虫的成虫大都是自由生活的，这有利于它们寻找寄主和广泛散布。雌成虫把卵产在寄主的体表（如寄生蝇）或体内（如寄生蜂），从卵中孵出的幼虫靠取食寄主的体液或组织为生。幼虫老熟后就在寄主体内化蛹（如蚜寄生蜂）或从体内钻出在寄主体表结茧化蛹（如小茧蜂），同时伴随着寄主的死亡。有趣的是寄生昆虫本身有时也会被其他寄生昆虫所寄生，这样就形成了寄生链，例如蚜小蜂寄生在蚜虫体内，瘿蜂寄生在蚜小蜂体内，而金小蜂又寄生在瘿蜂体内，这种现象称重寄生。

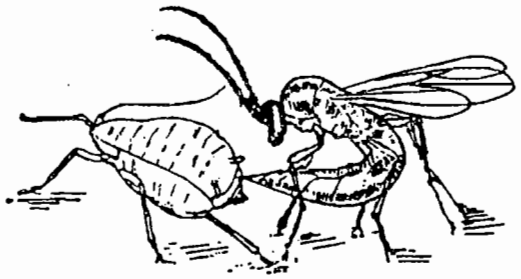


图32.6 一只小茧蜂正在蚜虫体内产卵

拟寄生物是农林害虫的重要天敌，也是控制害虫数量的重要自然因素，各种寄生蜂和寄生蝇常被用于进行生物防治，如用平腹小蜂防治荔枝蝽象，用金小蜂防治棉红铃虫，用赤眼蜂防治玉米螟和松毛虫，用丽蚜小蜂防治白粉虱等。这些生物防治都已在我国取得了显著效果。

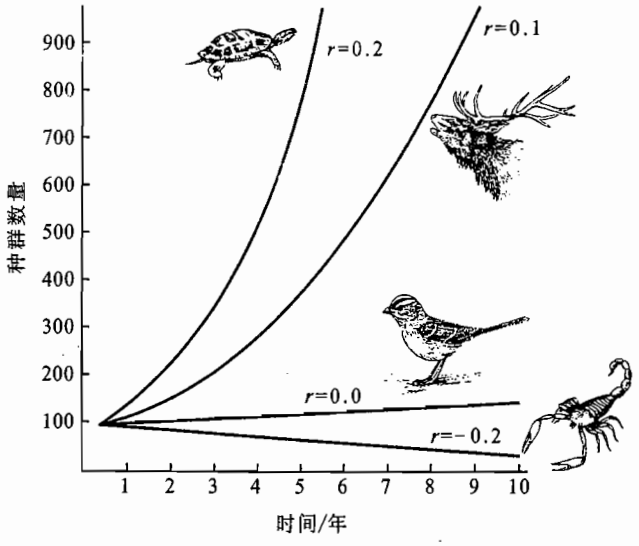
思考题

1. 什么是环境？
2. 什么是生态因子？
3. 为什么说生物与环境是不可分割的统一体？
4. 什么是生物的耐受性法则？请举例说明。
5. 为什么科学家最关注火星上有没有水？

6. 阳光对地球上的生物有什么重要意义？
7. 为什么说温度是一种无时无处不在起作用的重要生态因子？
8. 生物与生物之间有哪些重要的相互关系？
9. 什么是植食和捕食？它们之间有哪些异同？
10. 两个物种在什么情况下才会发生竞争？竞争的可能后果是什么？
11. 什么是互惠共生？互惠与共生有什么异同？
12. 什么是寄生和拟寄生？它们之间有什么本质差异？为什么说拟寄生从本质上讲更接近于捕食？

33 种群的结构、动态与数量调节

33.1 种群的概念和特征
33.2 种群的数量动态
33.3 种群的数量调节



动物种群的数量动态
(引自 Smith,1966)

动物和植物种群(population)因出生率、死亡率、迁入率和迁出率的变化而显示出各自所特有的种群动态特征,生物学家最关心的是如何解释种群的这种数量变化以及如何对其进行定量分析。种群数量往往围绕某一种群密度而上下波动,但从长远来看,种群却能保持自身的平衡,尽管有时会出现较大的波动。种群生态学的基本任务之一就是要定量地研究种群的出生率、死亡率、迁入率和迁出率,以便能够了解是什么因素影响着种群的波动范围和发生规律,了解种群衰落和灭绝的原因。了解这一切的目的都是为了能够控制种群,使有益生物数量增加、有害生物数量减少。在生态学和遗传学中,种群都是一个重要的研究单位。进化理论的基本原理之一是自然选择作用于生物个体,而种群通过自然选择而进化,因此种群生态学与种群遗传学有着密切的关系。

33.1 种群的概念和特征

33.1.1 种群是同一物种个体的集合体

种群可定义为占有一定空间和时间的同一物种个体的集合体。它由不同年龄和不同性别的个体组成,彼此可以互配进行生殖。一个物种通常可以包括许多种群,但种群和种群之间,因存在着明显的地理隔离而无法进行个体交流,长期隔离的结果有可能发展为不同的亚种,甚至会产生新的物种。可见,种群不仅是物种的存在单位,而且是物种的繁殖单位和进化单位。

任何一个种群在自然界都不能孤立存在,而总是与其他物种的种群一起形成群落。每一个群落中都含有很多属于不同物种的种群,这说明种群不仅是物种

的具体存在单位，而且也是群落的基本组成成分。

33.1.2 出生率和死亡率是决定种群动态的两个重要参数

出生率(natality)和死亡率(mortality)是决定种群兴衰的晴雨表。通常看一个种群是兴旺发达还是日渐衰退，只要计算一下种群的出生率和死亡率就知道了。在一定时期内，只要种群的出生率大于死亡率，种群的数量就会增加，反之，种群的数量就会下降(图 33.1)。

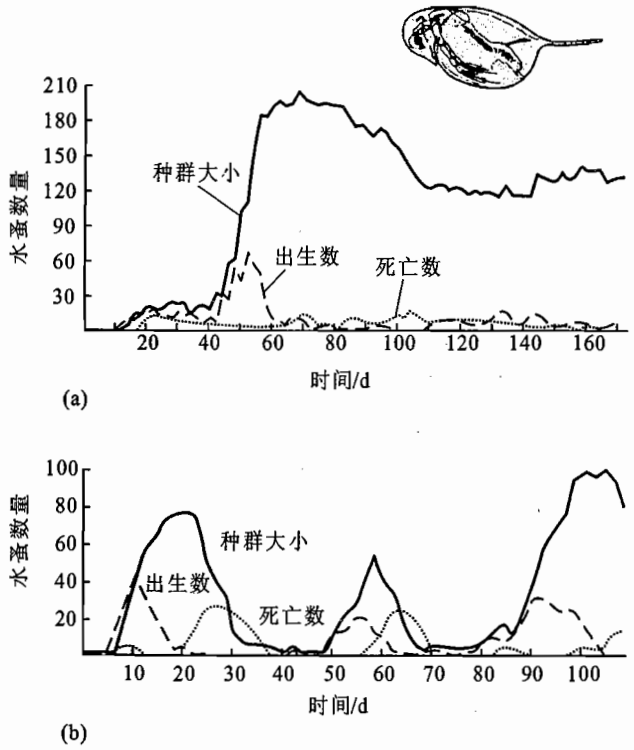


图 33.1 在 18℃(a)和 25℃(b)的池水中，水蚤的出生、死亡和种群大小的关系 图中的出生数和死亡数均为实际数量的两倍(仿 Pratt,1943)

出生率一般用每单位时间(如年、月、日等)每 100 个个体的出生个体数表示，例如，一个由 50 只松鼠组成的种群，如果一年出生了 10 只小松鼠，它的年出生率就是 20%。不难看出各种生物的出生率可能很不相同，但出生率高的生物往往死亡率也高，因此单考虑出生率并不能说明什么问题，因为种群的兴衰将决定于出生率和死亡率的相互作用(图 33.2)。

出生率的反义是死亡率，死亡率是用来描述种群个体死亡的过程，它和出生率一样一般是用单位时间内每 100 个个体的死亡数来表示的。在一个有 100 万人口的城市中，一年死亡了 2 万人，其死亡率就是

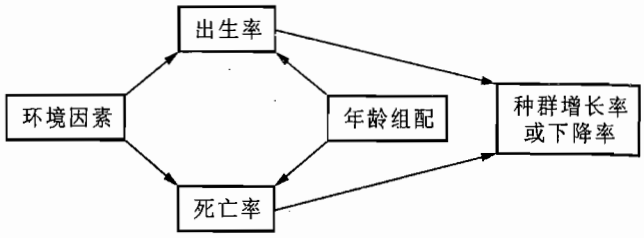


图 33.2 出生率和死亡率的相互作用决定着种群的数量动态

2%。造成生物死亡的原因很多，如饥饿、伤病、严寒、遭捕食或寄生、自相残杀和意外事故等。即使没有这些原因，生物也会因活到自然生理寿命的极限而死亡。早期人类是用高出生率平衡高死亡率而使人口保持在较低水平上，未来人口将会用低出生率平衡低死亡率而使人口保持在较高水平上。现在世界人口正处在一个转折期，人类不能用提高死亡率的办法来控制人口，因此降低出生率就成了人类控制人口的唯一途径。

33.1.3 年龄结构预示着种群未来的增长趋势

种群是由个体组成的，不同年龄的个体在种群中都占有一定的比例，这种比例关系就形成了种群的年龄结构。不同国家和地区的人口年龄结构往往存在很大差异。人的年龄是以年为单位计算的，但动物的年龄则依其生活史特点分别以年、月、周、日或小时计算。生物学家常常把动物的年龄分为生殖前期、生殖期和生殖后期 3 个年龄组(图 33.3)。对人类来说，这 3 个年龄组大体相等，各占生命的 1/3。有些昆虫生殖前期特别长，生殖期极短，生殖后期等于零，最典型的例

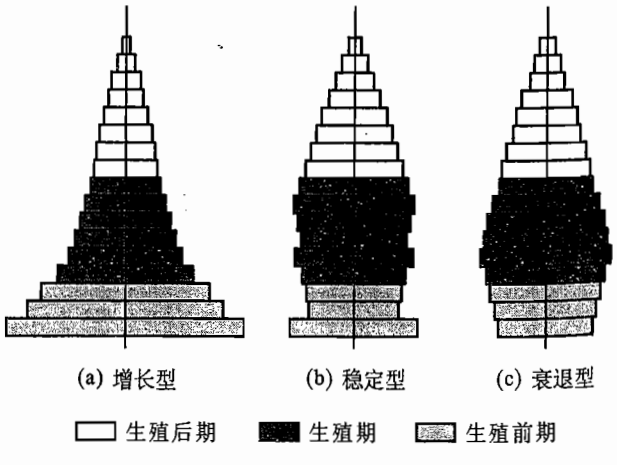


图 33.3 种群的 3 个年龄期和 3 种年龄结构类型

子就是蜉蝣，它的稚虫要在水中生活好几年（生殖前期），一旦羽化为成虫飞出水面，交尾产卵历时几天就死去。这种年龄分期法至今仍在使用，因为它符合生物发育的3个最重要的生理阶段，并直接和种群的增殖有关。

种群的年龄结构含有种群未来数量动态的信息。一个年轻个体占优势的种群，它的年龄结构呈明显的尖塔形，它预示着种群将有一个很大的发展，这是一个属于增长型的年龄结构（图 33.3a）。与此相反，如果老年个体在种群中占优势就预示着种群将日趋衰落，这是一个属于衰退型的种群年龄结构（图 33.3c）。如果种群中各年龄组的比例大体相等，只是老年组个体略少，就预示着种群比较稳定，出生率和死亡率保持平衡，这是一个稳定型的年龄结构（图 33.3b）。

世界各大洲和主要地区人口的年龄结构如图33.4所示，欧洲、北美洲和苏联的人口年龄结构呈明显的钟形，属于稳定类型；而南亚、非洲和南美洲的人口年龄结构呈明显的金字塔形，基部很宽，上部很窄，明显地属于增长型。目前我国的人口年龄结构也属于这一类型。在图33.4中的6种人口年龄结构中，处于生殖期的人口占总人口的比例并没有明显差异（40% ~ 48%）。但高出生率和婴儿的低死亡率将会使年轻人口的比例增加，而随着老年人死亡率的下降和计划生育的推广，增长型的人口年龄结构将会逐渐向稳定型过渡。

33.1.4 标志重捕是动物种群密度调查的一种常用方法

密度是指单位面积上个体的数量，它随着季节、气候条件、食物储量和其他因素而发生变化。密度是重要的种群参数之一，生物学家需要了解猎物的密度，以便调节狩猎活动和制定保护对策；林学家也把树木管理和对林地质量的评价建立在树木密度调查的基础上。

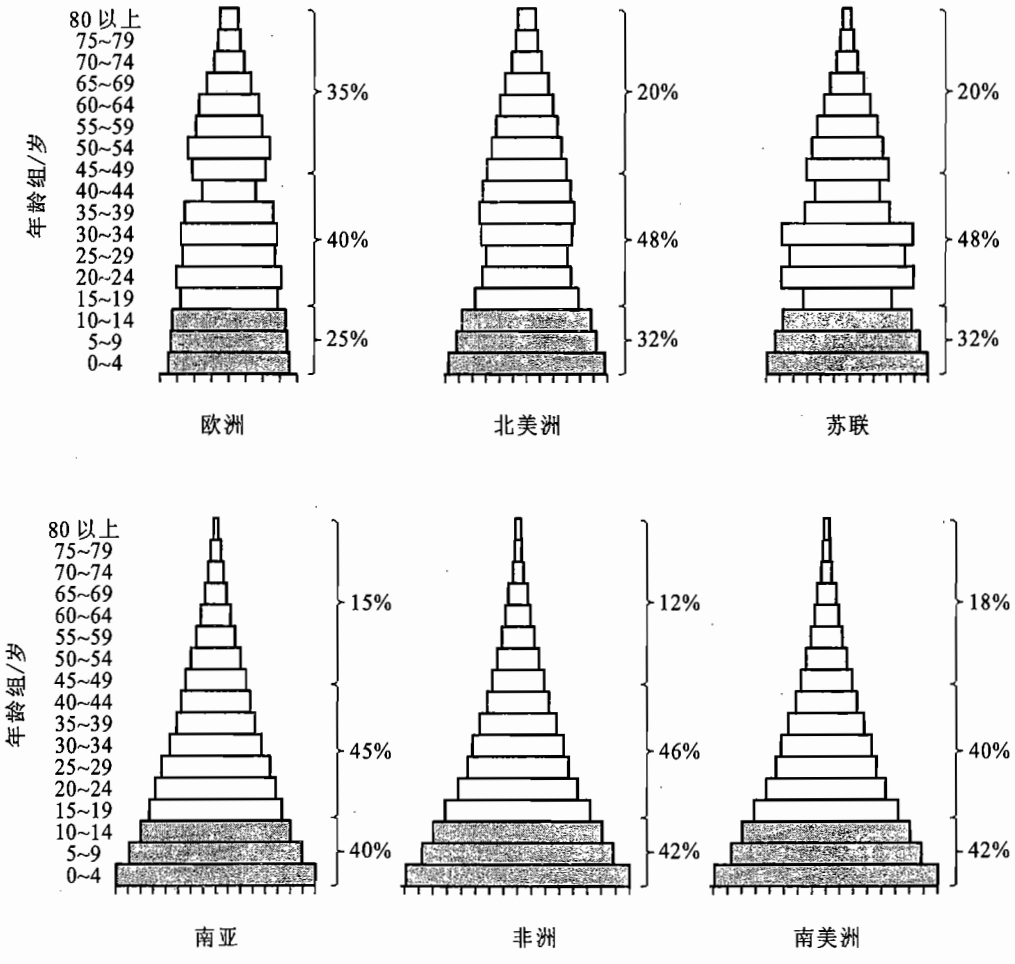


图 33.4 世界各大洲和主要地区的人口年龄结构图（引自 Kormondy，1976）

种群密度(population density)的调查方法很多,对动物种群密度的调查常常采用标志重捕法(mark-recapture method),即为了了解种群的总数量,先捕获一部分个体进行标记,然后再将它们释放,过一定时间后再进行重捕并记下重捕个体中已被标记的个体数。有了这些数据就可以根据公式 $N=\frac{M\times n}{m}$ 计算种群总数量了,其中 N=种群总个体数,M=标志个体数,n=重捕个体数,m=重捕中被标记的个体数。

例如,有人在一亩(约 666.7 m^2)面积的池塘中第一次捕捞鲈鱼 286 条(M),把它们用剪背鳍的方法进行标志,然后全部放回池塘,两天后重捕 1 392 条(n),发现其中已被标记的有 86 条(m),因此

$$N=\frac{M\times n}{m}=\frac{286\times 1\ 392}{86}=4\ 629(\text{条})$$

这说明用标志重捕法调查池塘中共有鲈鱼 4 629 条。为了验证调查的准确性而把池水全部放掉,发现池塘中实际有鲈鱼 4 123 条,这说明调查的准确率约为 90%。

标志重捕法的应用应具备以下一些条件:① 标志个体释放后应与其他个体均匀混合;② 标志方法不会伤害动物和影响动物的行为;③ 研究区域呈相对封闭状态,没有个体的迁入和迁出。

33.1.5 种群中的个体有3种分布型

种群在密度相同的情况下可以有不同的分布型。分布型是指种群中个体的空间分布格局,包括集群分布(clumped distribution)、均匀分布(uniform distribution)和随机分布(random distribution)3 种类型(图33.5)。其中集群分布是最常见的,这种分布型是动植物对生境(habitat)差异发生反应的结果,同时也受生殖方式和社会行为的影响。橡树和雪松的种子没有散布能力,常落在母株附近形成集群。动物可能被共同的食物、水源和隐蔽所吸引到一起而形成集群分布,如蛾类的趋光、蚯蚓的趋湿和藤壶附着在同一块岩石上等。社会性集群则反映了种群成员间有一定程度的相互关系,如松鸡聚到一起以便相互求偶;麋形成麋群并有一定的社会组织;社会性昆虫是具有最高级社会结构的集群。人类在地球表面也呈集群分布。

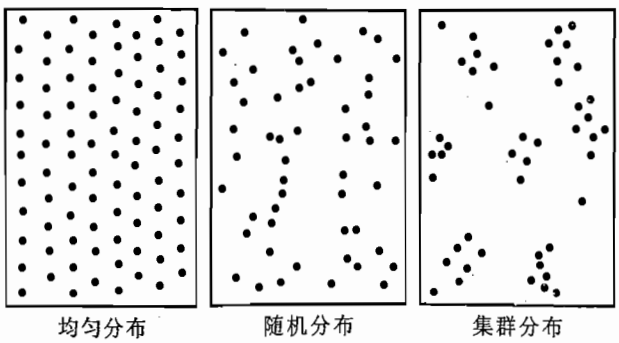


图 33.5 种群的 3 种分布型

均匀分布是由种群成员间进行种内竞争所引起的。动物的领域行为经常会导致均匀分布。在植物中,森林树木为争夺树冠空间和根部空间所进行的激烈竞争,以及沙漠植物为争夺水分所进行的竞争都能导致均匀分布。干燥地区所特有的自毒现象(autotoxicity)是导致均匀分布的另一个原因,自毒现象是指植物分泌一种渗出物,对同种的实生苗有毒。

如果生境条件均一,种群成员间既不互相吸引也不互相排斥,就有可能出现随机分布,它是介于集群分布和均匀分布之间的一种分布型,在自然界比较少见,如森林底层某些无脊椎动物和狼蛛的分布,玉米地中玉米螟卵块的分布也是随机的。

33.2 种群的数量动态

33.2.1 种群在资源无限条件下呈指数增长

有些生物在食物和空间无限的条件下可以连续进行生殖,没有特定的生殖期,在这种情况下,种群数量呈指数增长,其动态可以用下面的微分方程表示:

$$\frac{dN}{dt}=(b-a)\ N$$

其中 dN/dt 表示种群的瞬时增长量,b 和 d 分别代表个体的瞬时出生率和死亡率,N 代表种群大小。在这里,b 和 d 可以综合为一个值 r,$r=b-d$,表示种群的瞬时增长率,因此种群的瞬时增长量就是

$$\frac{dN}{dt}=rN$$

显然,若 $r>0$,种群数量就会增长;若 $r<0$,种群数量就会下降;若 $r=0$,种群数量不变。

图 33.6 是当种群的起始数量为 100 时,4 个具有不同 r 值种群的动态曲线。

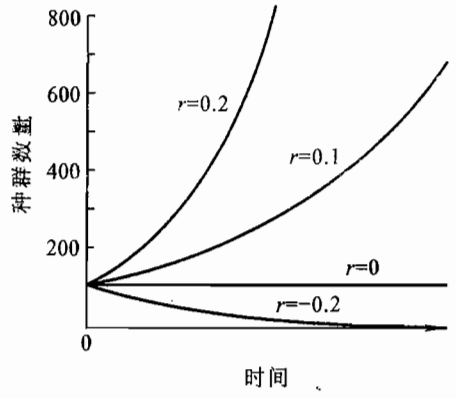


图 33.6 种群起始数量为 100 时，具有不同 r 值种群的数量动态（改绘自 Hedrick，1984）

指数增长的特点是：增长不受资源限制，不受空间和其他生物制约，虽然开始增长很慢，但随着种群基数的加大，增长会越来越快，每单位时间都按种群基数的一定百分数或倍数增长，其增长势头惊人，威力强大，俗称“种群爆炸”。例如，细菌每 20 min 分裂一次，1 h 就可以繁殖 3 代，如果从一个细菌开始，那它就会按以下数列倍增：1，2，4，8，16，32，64，128，265，512…照这样增殖下去，36 h 以后它将完成 108 个世代，细菌总数将达到 2^{107} 个！这么多细菌足可把地球表面铺满 33 cm 厚，如果再继续繁殖1 h，细菌数目又可以增加 8 倍，那时我们每一个人都会淹没在细菌的汪洋大海之中。

33.2.2 种群在资源有限条件下呈逻辑斯谛增长（logistic growth）

从指数增长方程可以看出，只要 r 值大于零，种群就会一直增长下去，实际上这是一种无限增长。但在自然界种群增长都是有限的，因为种群增长所需要的资源（食物和空间等）是有限的，种内、种间关系和气候等因素也会抑制种群增长。通常种群的 r 值是随着种群密度的变化而变化的，因为种群密度大时，种群内个体之间的资源竞争也就更为激烈。由环境资源决定的种群数量称为环境容纳量（carrying capacity），即某一环境在长期基础上所能维持的种群最大数量。

为了描述在资源、空间有限和存在其他生物制约条件下的种群数量增长过程，就必须在指数增长方程中引入环境容纳量（即 K 值）的概念，添加一个系数 $(K-N)/K$，使方程变为

$$\frac{dN}{dt}=rN\left(\frac{K-N}{K}\right)$$

其中的 $(K-N)/K$ 就是逻辑斯谛系数。当 $N>K$ 时，$(K-N)/K$ 是负值，种群数量下降；当 $N<K$ 时，$(K-N)/K$ 是正值，种群数量上升；当 $N=K$ 时，$(K-N)/K$ 等于零，种群数量不变。

可见，逻辑斯谛系数 $(K-N)/K$ 对种群增长有一种制约作用，使种群数量总是趋向于环境容纳量 K，从而形成一种 S 形增长曲线，而指数增长曲线是 J 形（图33.7）。由于种群数量高于 K 时便下降，低于 K 时便上升，所以 K 值就是种群的稳定平衡密度。在实验室内用酵母和果蝇所作的实验表明，种群在一定空间和一定资源条件下的增长，一般都表现出典型的逻辑斯谛增长。图 33.8 和图 33.9 分别是酵母种群和黑腹果蝇（*Drosophila melanogaster*）在人工培养条件下的增长曲线，黑腹果蝇是饲养在瓶内并喂以酵母菌，其种群增长数据与逻辑斯谛曲线拟合得非常好。

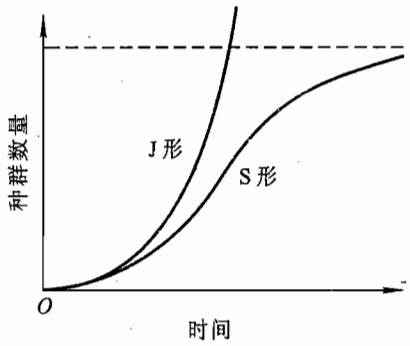


图 33.7 种群的 J 形和 S 形增长

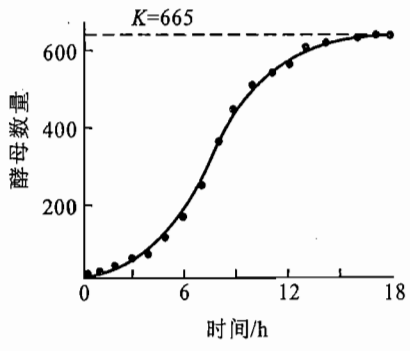


图 33.8 酵母种群的逻辑斯谛增长

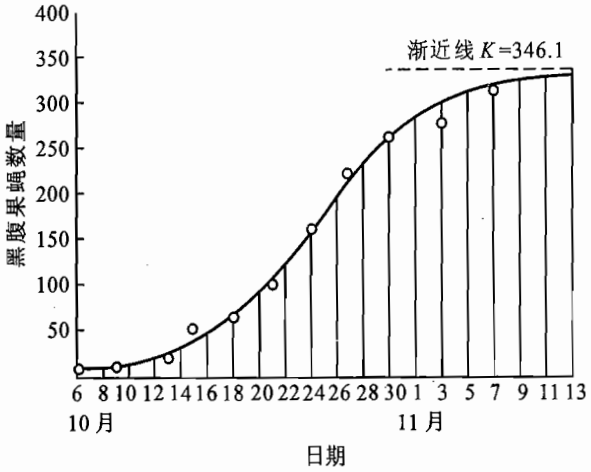


图 33.9 黑腹果蝇的逻辑斯谛增长(引自 Pear,1927)

33.2.3 人类人口不能无限增长

人口的增长和任何生物种群的增长一样是有限度的,因为环境容纳量是有限的。人口无节制地增长必将带来灾难。实际上,在人类漫长历史的大部分时间内,人口数量长期处在很低的水平上。早期人类的平均寿命只有 30 岁,出生率为 5.02%。那时每 30 km^2 的陆地只能养活一个人,整个地球只养活大约 500 万人。在 1 万多年以前,随着农业的出现和陆地生产力的提高,人口才开始缓慢和持续地增长,大约每 1 600 年人口增长一倍。在距今大约 8 000 年前,世界人口还不到 1 000 万,但是到了公元初,人口就增长到了1.5 亿,到 17 世纪初又增加到了 5 亿。18 世纪的工业革命加速了农业的发展并带来了生活条件的全面改善,从此地球上的人口就开始激增,而且速度越来越快,大约每 200 年就增加一倍。因此到 1 800 年世界人口已接近 9 亿,到 1 900 年又增长到 16 亿。1965 年世界人口是 35 亿,而到 1977 年,世界人口已经超过了 43 亿。根据联合国资料,1987 年 7 月 11 日,地球上第 50 亿个人出生,到 1999 年 10 月 12 日第 60 亿个人又在波黑萨拉热窝诞生!这么多人如果一个挨一个排成队的话,其长可达 3 $\times 10^6$ km,可绕地球赤道 70 多圈!现在每年地球约增加人口 8 800 多万,每 4 天就会增加 100 万人(图 33.10)。

人口激增的重要标志是人口加倍所需要的时间越来越短:世界人口从 5 亿增长到 10 亿花费了 200 多年时间,从 10 亿增长到 20 亿只花费了 100 余年时间,从 20 亿增长到 40 亿却只用了不到 70 年的时间。目前世界人口年增长率是 1.7%,按此计算,今后人口翻一番只需要不到 40 年的时间了。人口激增的另一个标志是 20 世纪人口加速增长,从 1900—1909 年的 10 年期间人口净增了 1.2 亿;从 1920—1929 年人口净增了 2.08 亿;从 1950—1959 年人口净增了 4.88 亿;而从 1970—1979 年人口净增了 8.48 亿,约相当 20 世纪第一个 10 年人口净增长数的 7 倍!据联合国的资料,20 世纪末的世界人口数约相当20 世纪初人口数的 4 倍。到2025 年世界人口将会达到 83 亿,但这还不是终点,据乐观预测,世界人口在达到大约 110 亿时才会稳定下来,可见在今后几十年内,尽管各国都在实施人口控制和家庭生育计划,但是人口还会继续增长,这在很大程度上与人口的年龄结构有关。

显然人类为了自身的生存和利益,绝不能无止境地

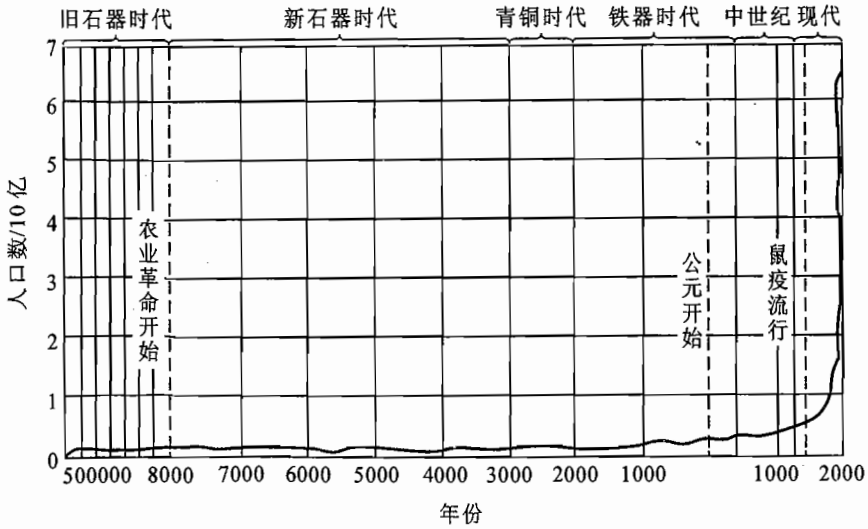


图 33.10 近 50 万年来的人口增长趋势(仿 Campbell 等, 2004)

使人口增长下去，因为照目前的增长率增长下去，到2600年地球上人口就将达到 6.3×10^6 亿！那时整个地球表面，包括现在人烟稀少的格陵兰和南极洲在内，都会挤满了人，平均每人只能占有 0.23 m^2 陆地，真可说是只有立锥之地了。如果人类还不停止人口增长，那么到公元 3 550 年，地球上人口的总重量就会同地球的重量相等。到公元 5 000 年时，即使宇宙中有 1 万个适合人类居住的行星，它们也将被无限膨胀的人口挤满。这种情景虽然只是出自理论的推导，但是却告诉了我们一个真理，即包括人类在内的所有生物都不能按指数长期增长下去，哪怕是极微小的增长率也终会使人口达到环境难以容纳的程度，接着到来的便是灾难性死亡。

33.2.4 为什么有些生物人类想消灭消灭不了，而另一些生物想保护又保护不住？

生物大体上可区分为两种不同的生活史对策，即 r 对策（r-strategy）和 K 对策（K-strategy）。r 对策生物通常是个体小、寿命短、生殖力强但存活率低，亲代对后代缺乏保护。r 对策生物有较强的迁移和散布能力，其发展常常要靠机会，它们善于利用小的和暂时的生境，而这些小生境往往是不稳定的和不可预测的。在这些生境中，种群的死亡率主要是由环境变化引起的，而与种群密度无关。属于 r 对策的生物主要是无脊椎动物和昆虫，也包括小型的哺乳动物和鸟类如鼠类和麻雀等，一年生植物也属于 r 对策物种。

K 对策生物通常是个体大、寿命长、生殖力弱但存活率高，亲代对后代有很好的保护。K 对策生物虽然迁移和散布能力较弱，但对它们的生境有极好的适应能力，能有效地利用生境中的各种资源，种群数量通常能稳定在环境容纳量的水平上或有微小波动。种群死亡率主要是由密度制约因素引起的，而不是由不可预测的环境条件变化引起的。属于 K 对策的生物主要是一些大型的鸟兽和林木，也包括少数较大的昆虫如大型蝴蝶和天牛。信天翁（*Deomedea exulans*）是最典型的 K 对策鸟类，这种鸟每隔一年才繁殖一次，每窝只产一个蛋，需 9～11 年才能达到性成熟。信天翁的种群数量很低但十分稳定。栖息在 Gough 岛的信天翁种群从 1889 年以来一直稳定在 4 000 只左右。

由于 r 对策物种和 K 对策物种的生活史特点很不相同，它们的种群数量动态曲线也就存在着明显差异，图 33.11 就是这两类生物种群数量动态曲线的比较。从图中可以明显看出，K 对策物种的种群动态曲线有 2 个平衡点：一个是稳定平衡点 S，一个是不稳定平衡点 X（又称灭绝点）。当种群数量高于或低于平衡点 S 时都会趋向于 S（用两个收敛箭头表示），但在不稳定平衡点处，当种群数量高于 X 时，种群能回升到 S，但种群数量一旦低于 X 就必然会走向灭绝（用两个发散箭头表示），这正是目前地球上很多珍稀濒危物种所面临的问题。如我国的东北虎和白鳍豚，人类虽千方百计想保护这些动物但却十分困难。与此相反，r 对策物种只有一个稳定平衡点而没有灭绝点，它们的种群在密度极低时也能迅速回升到稳定平衡点 S，并在 S 点上下波动，这就是很多有害生物（如农业害虫、鼠类和杂草）人类想消灭但又消灭不了的原因。

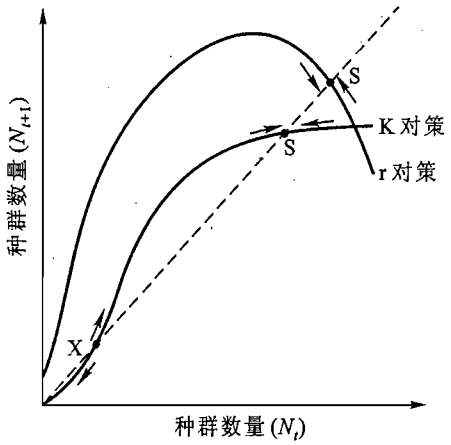


图 33.11 r 对策和 K 对策物种的种群数量动态曲线 S 是稳定平衡点，X 是不稳定平衡点或灭绝点（引自 May，1980）

33.2.5 多数种群的数量波动是无规律的，但少数种群的数量波动表现有周期性

在自然界任何种群的个体数量都是随着环境条件的改变而改变的。当环境条件有利时，种群表现为数量增加；当环境条件不利时，种群数量表现为下降。显然，种群不可能无止境地增长，也不可能永远下降。一般说来，种群数量是在一个平均值（即环境容纳量）上下波动的，波动幅度有大有小，可以是规则波动，也可以是不规则波动。大多数种群的数量波动是不规则

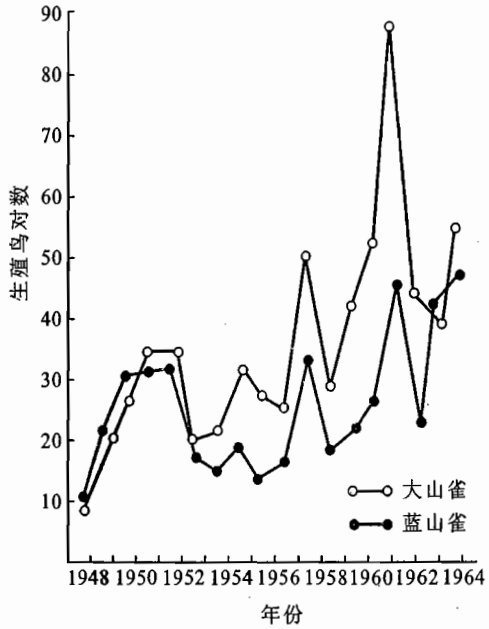


图 33.12 大山雀和蓝山雀种群数量的不规则波动(仿 Perrins,1965)

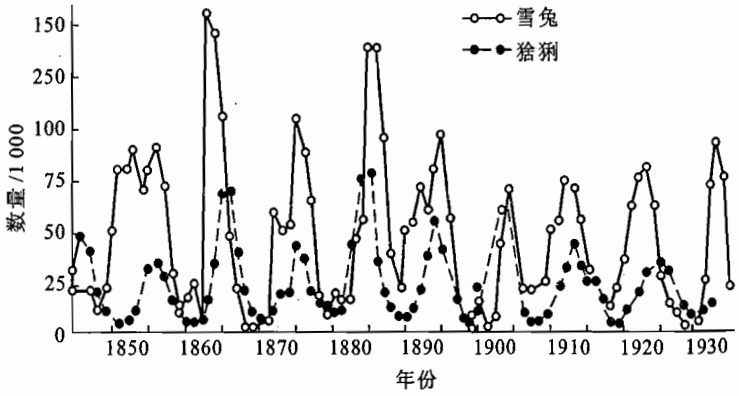


图 33.13 猞猁和雪兔种群数量的周期波动(9~10 年为一周期)(引自 Smith,1996)

的,没有周期性,如东亚飞蝗和小型食虫鸟山雀(图 33.12)。但少数物种的种群数量波动是有规则的,严格说来,任何波动只要在两个波峰之间相隔的时间相等就可称为周期波动。

周期波动的典型代表是北极旅鼠,每隔 3~4 年出现一次数量高峰。另一个典型代表是猞猁和雪兔,每隔 9~10 年出现一次数量高峰(图 33.13)。

栖息在我国东北大小兴安岭林区的棕背䶄也是每 3 年出现一次种群数量高峰,据我国生态学家研究,这可能和通常所说的"四年两头熟"的红松球果收获量有关,因为球果每隔两年就丰收一次,这为棕背䶄种群的大发生提供了丰富的食物。

33.3 种群的数量调节

33.3.1 密度制约和非密度制约因子影响或调节着种群数量

影响或调节种群数量的因子大致可以区分为密度制约因子(density-dependent factor)和非密度制约因子(density-independent factor)两大类。前者相当于生物因子如捕食、寄生、流行病和食物等,后者则相当于气候等非生物因子。密度制约因子的作用强度随种群密度的加大而增强,而且种群受影响个体的百分比也与种群密度的大小有关。非密度制约因子对种群的影响则不受种群密度本身的制约,在任何密度下种群总是有一固定的百分数受到影响或被杀死。因此对种群密度无法起调节作用。

种群的密度制约调节是一个内稳态过程,当种群上升到一定水平时,某些密度制约因子就会发生作用或增强作用,并借助于降低出生率和增加死亡率而调节种群的增长。一旦种群数量降到了一定水平以下,这些因子的作用就会减弱,使种群出生率增加和死亡率下降。这样一种反馈调节机制将会导致种群数量的上下波动。图 33.14 是植物、野兔和狼 3 个物种种群在密度制约因子(食物和捕食)调节下的数量动态,一般说来,种群波动将发生在种群平衡密度的附近,对种群平衡密度的任何偏离都会引发调节作用,由于时滞效应的存在,种群很难刚好保持在平衡密度的水平上,因为调节意味着是一个内稳态反馈过程,其功能与密度有密切关系。

33.3.2 有多种理论解释种群数量周期波动现象

生物学家曾提出过很多理论来解释种群数量周期波动现象,概括起来说,种群数量周期波动是自然环境中的某些因素或种群自身的一些因素引起的。有人主张捕食是引起种群数量周期波动的因素,还有人提出

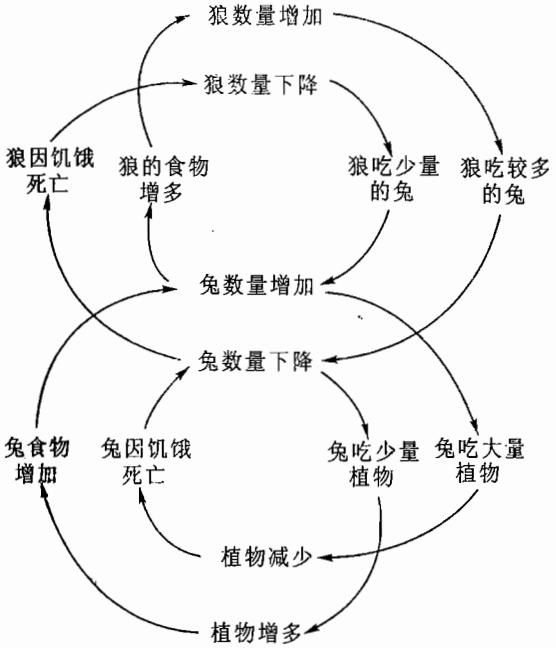


图 33.14 植物、野兔和狼在密度制约因子调节下的种群数量动态

因种群数量过剩而引起的食物不足是造成种群数量周期波动的原因，而英国鸟类学家拉克(D. L. Lack)则主张食物不足和捕食作用两者结合才能引起种群数量的周期波动。皮特克(F. A. Pitelka)曾用营养恢复学说来解释旅鼠数量3年周期波动现象。当旅鼠数量达到高峰时，植被因遭到过度啃食而被破坏，造成食物短缺和隐蔽条件恶化，因此会有更多旅鼠饿死、外迁或被天敌捕食。当旅鼠因死亡率增加而下降到低谷时，植被又逐渐恢复，食物和隐蔽条件又得到改善，于是旅鼠数量又开始上升并进入下一个周期。

生物学家还曾提出过一个雪兔及其有关生物10年周期波动的模型（图33.15），这种多物种的相关周期波动是由雪兔和植被的相互作用所激发的。当雪兔的数量达到最大时，雪兔冬季的食料植物就将受到最大强度的啃食，当这些食料嫩枝减少到不足以养活雪兔冬季种群的时候，雪兔和食料植物之间的相互关系就会成为决定种群数量动态的关键因素。过度啃食会造成第二年食料植物生产量的下降，使幼兔在冬季的死亡率增加及次年夏季的生殖力减退。雪兔数量减少将导致捕食动物猞猁和雪兔之间的比例失调，从而强化了捕食作用。天敌作用的加强在雪兔种群的下降期间将一直起作用，直到把雪兔的种群数量压到环境所能维持的最低水平为止。此后，雪兔的减少将迫使猞猁转而捕食榛鸡，从而引起榛鸡死亡率的急剧增加。与此同时，雪兔数量减少以后，植被状况就开始得到改善，但是这时猞猁的数量却由于食物不足的时滞效应而急剧减少(幼兽的早期夭折和外迁)。随着猞猁数量的下降和冬季食料植物的复壮，雪兔种群又开始回升并进入另一个循环周期。

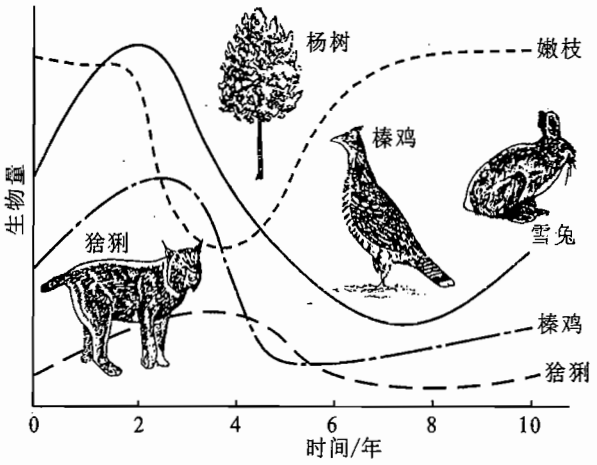


图 33.15 多物种系统的种群周期波动调节机制
(仿 Keith,1974)

思考题

1. 什么是种群，种群有哪些特征？
2. 什么是出生率、死亡率和自然增长率？它们之间有什么关系？
3. 为什么说年龄结构预示着种群未来的增长趋势？
4. 进行种群密度调查的一种常用方法是什么？写出这种方法的计算公式。
5. 种群有几种分布型？它们的分布特点是什么？
6. 种群有哪两种增长方式，其增长各有什么特点？写出其增长公式。
7. 为什么有时会出现“种群爆炸”？

8. 世界人口无节制地增长会产生什么后果?

9. 种群数量在自然条件下是怎样发生变化的?哪些生物的种群数量变化表现有周期性,请举例说明。

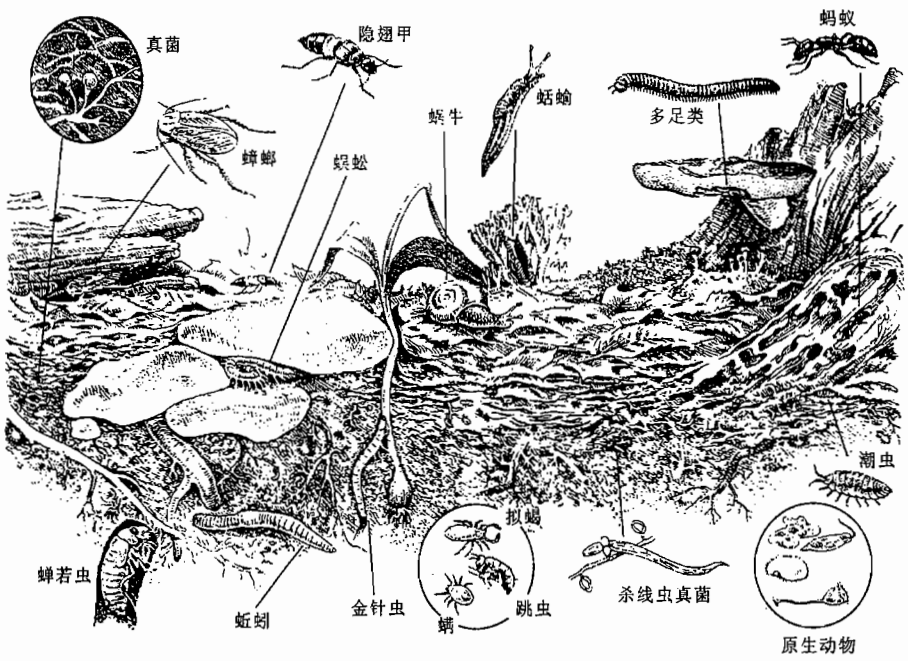
10. 什么是密度制约和非密度制约因子,它们是如何影响和调节种群数量的?

11. 为什么地球上有些生物的数量难以控制和压低,人类想消灭却消灭不了,而另一些生物常常濒临灭绝边缘,想保护又保护不住?

12. 生态学家是怎样解释种群数量周期波动现象的?

34 群落的结构、类型及演替

34.1 群落的结构和主要类型
34.2 物种在群落中的生态位
34.3 群落的演替及其实例



土壤中的生命(引自 Smith 等,1998)

只要条件适宜,地球上的每一寸土地和海洋中的每一滴水都会挤满了生物。在任何一个特定的地区内,只要那里的气候和其他自然条件基本相同,那里就会出现一定的生物组合,即由很多种类的生物种群所组成的一个生态功能单位,这个功能单位就是群落(community)。可见,群落是占有一定空间和时间的多种生物种群的集合体。群落具有一定的结构、一定的种类构成和一定的种间相互关系,并可在环境条件相似的不同地段重复出现。群落并不是任意物种的随意组合,生活在同一群落中的各个物种是通过长期历史发展和自然选择而保存下来的,它们彼此之间的相互作用不仅有利于它们各自的生存和繁殖,而且也有利于保持群落的稳定性。群落的性质是由组成群落的各种生物的适应性以及这些生物彼此之间的相互关系所决定的。这些适应性和相互关系将决定群落的结构、功能和物种多样性。实际上群落就是各个物种适应环境和彼此相互适应过程的产物。

34.1 群落的结构和主要类型

34.1.1 不同生长型植物自下而上配置形成了群落的垂直结构

群落的垂直结构即群落的层次性，主要是由植物的生长型决定的。生长型是指植物的外貌特征，主要生长型有苔藓、草木、灌木和乔木，它们自下而上配置在群落的不同高度上，形成群落的垂直结构。植物的垂直结构又为不同种类的动物创造了栖息环境，在每一个层次上都有一些动物特别适应于在那里生活，从而也表现出了动物的垂直结构。在一个发育良好的森林中，从上到下可分为林冠层、下木层、灌木层、草本层和地表层。其中林冠层对森林群落其他部分的结构影响最大，如果林冠层比较稀疏，就会有更多的阳光照射到森林的下层，因此下木层和灌木层的植物就会发育得更好；如果林冠层比较稠密，那么下面的各层植物所得到的阳光就会很少，植物发育也就比较差（图 34.1）。

其他群落也和森林一样具有垂直结构，只是没有森林那么高大，层次也比较少。草原群落可分为草本层、地表层和根系层。草本层随着季节的不同而有很大变化，地表层对植物的发育和动物的生活有很大影响，而草原根系层的重要性比任何其他群落的根系层更大。水生群落的层次性主要是由光的穿透性、温度和氧气的垂直分布决定的。夏天，一个层次性较好的湖泊自上而下可以分为表水层（水循环性较强）、斜温层（温度变化较大）、静水层（水密度最大，水温大约 4℃）和底泥层等 4 层（图 34.2）。表水层是浮游植物活动的主要场所，光合作用也主要在这里进行。动植物残体的腐败和分解过程主要发生在底泥层。

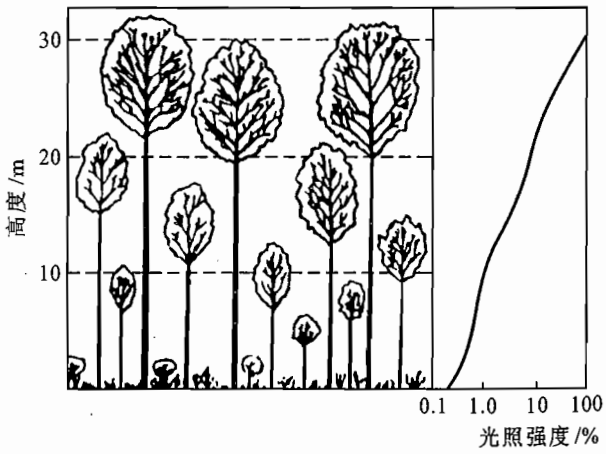


图 34.1 森林的垂直结构和阳光自上而下的递减（引自 Whittaker，1975）

在群落垂直结构的每一个层次上都有各自所特有的动物种类，在每个层次上活动的动物种类，在一天之内或一个季节之内是有变化的，这些变化是对各层次上生态条件变化的反映，也可能是各种生物相互竞争的结果。一般说来，群落的层次性越明显，分层越多，群落中的动物种类也越多。因此，草原的层次比较少，动物的种类也比较少；森林的层次比较多，动物的种类也比较多。在水生群落中，生物的分布和活动性在很大程度上是由光、温度和含氧量的垂直分布决定的，这些生态因子在垂直分布上显现的层次越多，水生群落所包含的生物种类也就越多。

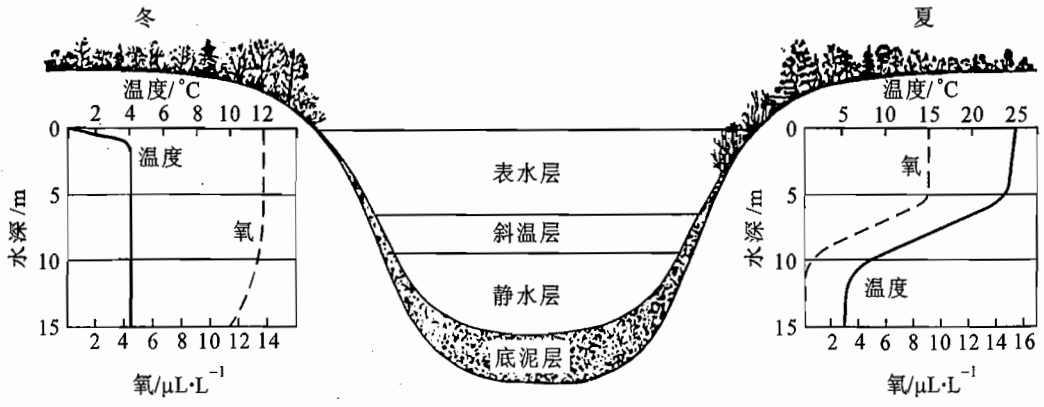


图 34.2 北温带湖泊的垂直结构（分层现象）（改绘自 Deevey，1951）

34.1.2 从赤道到北极分布着多种多样的陆地生物群落

地球各地因气候、地形和其他环境条件的不同而分布着不同类型的生物群落，其中主要的陆地生物群落有热带森林、温带森林、寒带针叶林、草原和热带稀树草原、荒漠、苔原等。

1. 热带森林

热带森林包括热带雨林、热带季相林和热带干旱林三种类型。热带雨林（图 34.3）是最典型的热带森林，主要分布在北纬 10°和南纬 10°之间的赤道气候带内，那里终年炎热，几乎天天有雨。热带雨林主要分布在 3 个地方：① 南美洲的亚马孙河流域；② 自印度西海岸和我国东南部，经马来西亚和爪哇到新几内亚；③ 从西非几内亚湾到刚果河流域。

热带雨林最引人注目的特点是动植物种类的多样性，仅树木种类就多达上千种，据调查，在 10 km^2 的热带雨林中就含有 1 500 种开花植物和 750 种树木。在马来西亚的低地热带雨林中大约含有7 900多种植物，龙脑香科（Dipterocarpaceae）是主要植物类群之一，包含 9 属 155 种，其中有 27 种是地方特有种。

由于热带雨林含有极为多种多样的小生境和生态位（niche）（见 34.3），所以动物多样性极高，但每个物种的种群密度并不大。昆虫种类虽然已超过百万但仍有很多种类尚未发现。整个热带雨林约生活着 90% 的非人灵长动物，新大陆的 64 种灵长动物都生活在树上，体小而生有卷曲的尾巴。猩猩只生活在婆罗洲岛；马来西亚半岛有 3 种长臂猿、2 种叶猴和 2 种猕猴；非洲热带森林是大猩猩和黑猩猩的原产地；在马达加斯加的热带雨林中生活着多达 39 种狐猴。热带雨林中的生物种类约占全球已知动植物种类的一半和已知节肢动物种类的 20% ~25%。

2. 温带森林

温带森林包括温带针叶林和温带阔叶林两种类型。温带针叶林的垂直分层不明显，通常林冠层很密，致使林下植物发育较弱，地表层主要是蕨类、苔藓和少量阔叶草本植物，枯枝落叶较厚，分解程度很差。螨类是枯枝落叶层无脊椎动物的优势类群，昆虫种类虽然不丰富但个体数量很多。林中鸟类主要有山雀、戴菊、黄雀、林鸮、交嘴雀和普通地雀等，灰喜鹊是我国温带针叶林中的常见鸟类。红松鼠是针叶林中的优势种类，其他哺乳动物还有松貂、猞猁、白尾鹿和黑熊等。

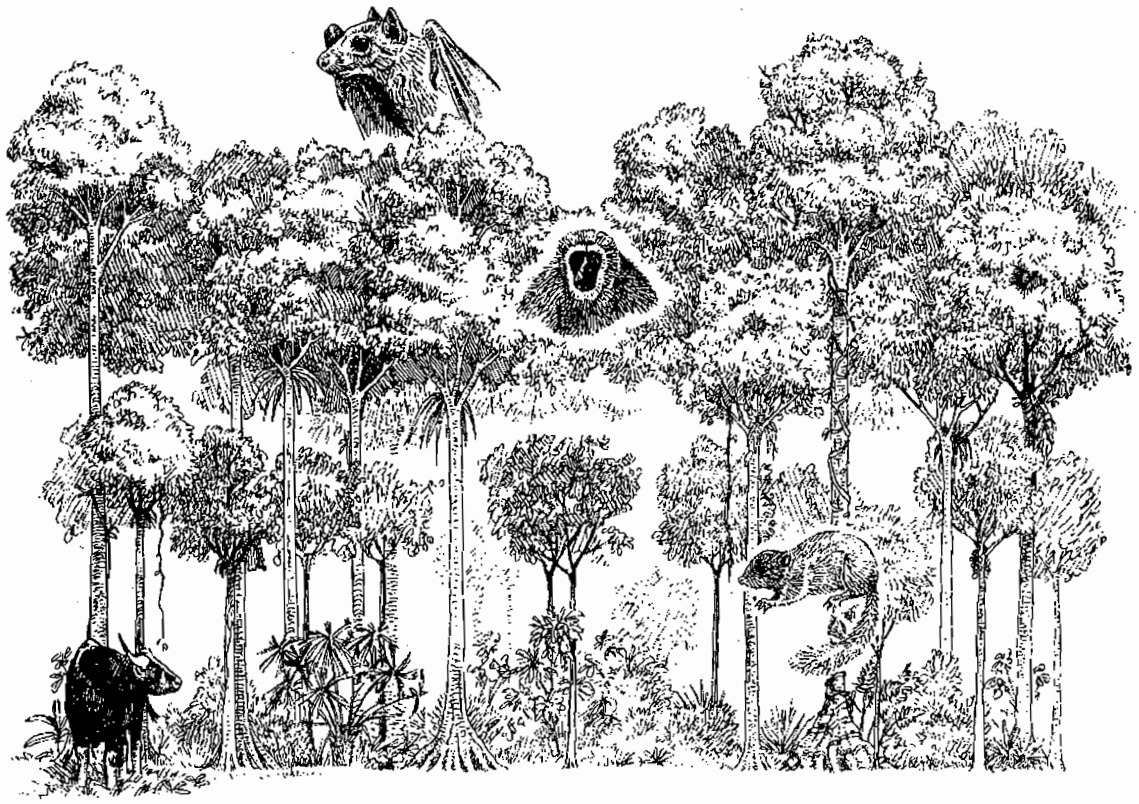


图 34.3 马来西亚热带雨林中植被和动物生活的成层现象（引自 Smith，1998）

温带阔叶林(图 34.4)通常可分为 4 层,即林冠层、下木层、灌木层和由草本植物、蕨类和苔藓组成的地面层。在充足阳光的照射下,林冠层是光照最强的地方,越是往下光线越弱,在一个栎树林中,阳光大约只有 6% 能到达森林的底层。射入森林底层的光斑影响着草本植物在森林底层的分布。动物的多样性与森林的层次性和植物生长型有密切关系,地面层和靠近地表层的土壤中栖居着最多的动物,很多无脊椎动物都生活在地下,鼠、鼩鼱、地松鼠和森林蝾螈也常钻入地下或在枯枝落叶层中觅食和躲避天敌。其他动物则占有较高的层次,黑喉绿莺和裸鼻雀生活在林冠层中,红眼鹃是矮树层的栖息者,而啄木鸟、鸸和旋木雀则生活在灌木层与树冠层之间的树干上。

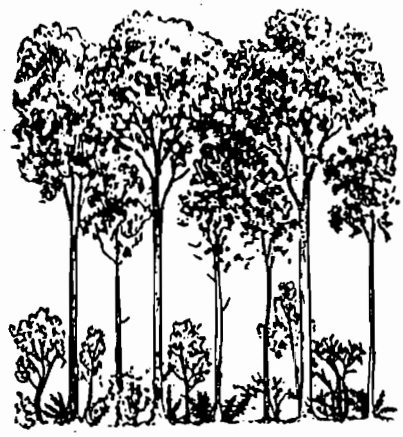


图 34.4 温带阔叶林的外貌和结构

3. 寒带针叶林

寒带针叶林又称泰加林(图 34.5),约覆盖整个地球陆地表面积的 11%,分布在欧亚大陆和北美洲的北部。树种主要是各种云杉和松树,也有少量阔叶树。我国的大小兴安岭和长白山均属于寒带针叶林。寒带针叶林属于严寒的大陆气候,季节变化极为明显,冬季寒冷干燥常有持续降雪。大部分寒带针叶林都处在永冻层的影响之下,永冻层阻止了水的下渗,保持了土壤的湿度。针叶树能很好地适应当地的环境,它们的叶狭长呈针状,有增厚的角质膜和内陷气孔,这样可减弱蒸腾作用并有助于在夏季干旱期和冬季结冰期保持水分。由于它们的叶是多年生的,因此只要环境条件适宜,它们就能进行光合作用。

驯鹿、驼鹿和麋鹿是寒带针叶林的主要食植动物,其他食植动物还有树栖的红松鼠和地栖的雪兔和豪猪。它们的主要天敌是狼、猞猁和松貂。榛鸡和雷鸟

图 34.5 寒带针叶林的外貌和结构

是针叶林最常见的经济鸟类,交嘴雀和黄雀也很常见,鸟类的捕食者是苍鹰和多种猫头鹰。很多食植性昆虫都具有重要的生态和经济意义,如松叶蜂、松树锯角叶蜂和云杉卷叶蛾等,虽然这些昆虫是夏季食虫鸟类的主要食物,但它们常会出现周期性的大发生,对森林造成危害。

4. 草原和热带稀树草原

草原一度曾覆盖地球陆地表面的 42%,但现在只占地球陆地表面的大约 12%,而且其中很多都正在被改造为农用地或因过度放牧而退化。草原共同的一个气候特征是年降水量处于 250 ~ 800 mm 之间。草本植物是由称为分蘖的叶枝组成的,这些分蘖都是从很短的地下茎长出来的(图 34.6)。与草类一起生长的有各种豆科植物和菊科植物。草原最明显的特征是几乎完全由绿色的禾草组成,草长得高大但生长期很短,从春季到秋季便会完成一个生命世代。各种植物由于根系的深浅不同,往往是在不同时间不同土壤深度吸收营养和水分,从而在一定程度上避免了竞争并能达到资源的充分利用。

草原无脊椎动物无论是种类还是个体数量都非常多,最常见的种类是同翅目、鞘翅目、双翅目、膜翅目和半翅目昆虫,此外还有大量的蜘蛛和蚯蚓。大型食草有蹄动物有野牛、牦牛、叉角羚、野驴、赛加羚羊和黄羊等。穴居啮齿动物主要有旱獭、黄鼠和鼠兔。非洲草原栖息着大群的角马和斑马,并伴随着许多肉食动物如狮子、猎豹和鬣狗。澳洲草原有很多有袋类哺乳动物如赤袋鼠、灰袋鼠和袋熊等。全球只有 3 大草原进化出了失去飞翔能力的鸟类,这就是南美洲草原的美洲鸵、非洲草原的鸵鸟和澳洲草原的鸸鹋。

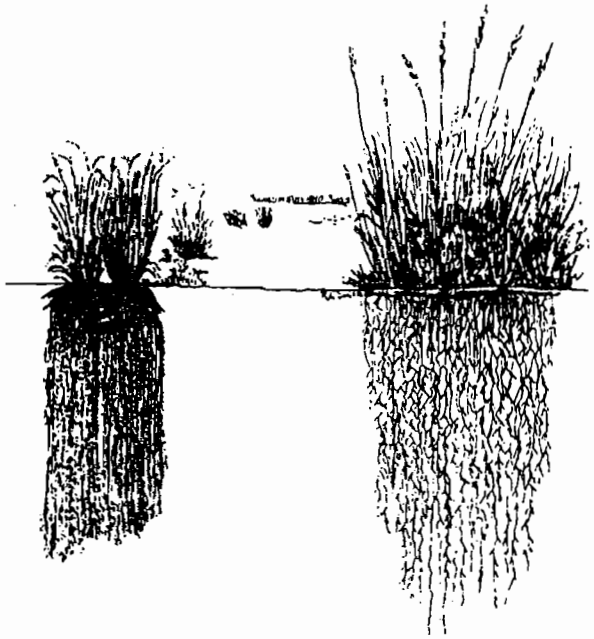


图 34.6 草原植物的生长型及其根系(仿 Smith 等,1998)

热带稀树草原分布在非洲中南部、澳大利亚北部和巴西西北部的广大地区,都属于温暖的大陆气候,年均降雨量在 500 ~ 2 000 mm 之间,降雨有极明显的季节波动。稀树草原的垂直结构虽然不发达,但水平结构却很明显,丛生的草本植物在开阔的平原形成了一片片的低矮植物斑块,再加之木本植物的生长,灌木和树木的错落有致更增加了水平结构的复杂性。大量沼泽洼地的存在增添了稀树草原的色彩,沿河岸生长的森林形成了壮观的走廊林横贯稀树草原,为动物提供了多种多样的栖息环境。

5. 荒漠

荒漠(又称沙漠)约占地球陆地表面的 26%,共同特征是雨量少,水分蒸发量大(是降水量的 7 ~ 50 倍),一般荒漠的降水量每年不足 150 mm。荒漠的地形是光秃秃的,裸露的土壤极易受大风的侵蚀。荒漠中的优势植物是蒿属植物、藜属灌木和肉质旱生植物,此外还有其他种类的植物如丝兰、仙人掌和各种短命植物。荒漠植物和动物都能适应干旱的环境,植物只在有水时才开花结果,它们以种子度过干旱期,只在温度和湿度有利时才发芽、开花和产生种子,如果不下雨这些短命植物就不生长。动物也和植物一样采取避开干旱的生活史对策,它们在干旱季节不是进入夏眠就是进入冬眠,例如,锄足蟾只在冬季和夏季的下雨期间呆在地下小室中进行快速繁殖。如果在繁殖季节出现极端干旱的天气,鸟类就会停止筑巢,蜥蜴也不进行繁殖。

6. 苔原

苔原(又称冻原和冻土带)分布在寒带针叶林以北的环北冰洋地带,在世界各地的高山上也有高山苔原。苔原的特点是严寒、生长季短、雨量少和没有树木生长。苔原的植被结构简单,种类稀少,生长缓慢,只有那些能忍受强风吹袭和土粒冰粒击打的植物才能生存下来。在北极苔原低地上生长着羊胡子草、苔草、矮石楠和泥炭藓等植物,在排水性能较好的地方则生长着石楠灌丛、矮柳、灯芯草、禾草、苔藓和地衣等,岩石上则生长着壳状地衣和叶状地衣。虽然有生活力的种子可在土壤中存留数百年之久,但北极苔原植物几乎完全依靠无性繁殖。

在北极苔原生活着大量的线蚓、跳虫和双翅目昆虫(主要是大蚊),夏季常有成群的墨蚊、鹿蚊和普通蚊虫飞舞。苔原的优势脊椎动物是草食动物,包括旅鼠、雪兔、驯鹿和麝牛等。食肉兽主要是狼,它以麝牛、驯鹿为食,也捕食旅鼠。中小型食肉兽有北极狐,它捕食雪兔和几种鼬鼠。以旅鼠为食的动物还有雪鸮和贼鸥。在沼泽地和水域营巢和以昆虫为食的鸟类有矶鹬、鸻、铁爪鹀和各种水鸟。

34.2 物种在群落中的生态位

34.2.1 生态位表示物种在群落中的地位、作用和重要性

简要地说,生态位(niche)是指物种利用群落中各种资源的总和,以及该物种与群落中其他物种相互关系的总和,它表示物种在群落中的地位、作用和重要性。一个物种的生态位不仅决定于它生活在什么地方,而且决定于它与食物、天敌和其他生物的关系,包括它吃什么和被什么动物所吃,以及其他各种种间关系,如互惠共生、共栖(偏利)、寄生、种间竞争和抗生等。

一个物种按其生理上的要求及所需的资源可能占领的全部生态位,称为基本生态位(fundamental niche)。但由于物种的相互作用,主要是种间竞争,一个物种实际上所占领的生态位称为实际生态位(realized niche)。实际生态位比基本生态位要窄。康奈尔(J. H. Connel)考察了生长在苏格兰海岸岩石上的两种

藤壶的竞争性相互作用。一种藤壶 *Chthamalus stellatus* 生活在浅水区，由于潮汐的作用，常常暴露在空气中。另一种藤壶 *Semibalanus balanoild* 生活在深水区，很少暴露在大气中。在深水区，*Semibalanus* 常常能把 *Chthamalus* 从岩石上排挤掉，并取而代之。在康奈尔将 *Semibalanus* 从深水区的岩石上清除掉以后，看到 *Chthamalus* 可以很容易地占据深水区。这说明，没有任何生理上的或其他方面的障碍能阻止它定居在这里。作为对照，*Semibalanus* 却不能适应浅水区较长时间暴露于大气中的环境条件。因而，*Chthamalus* 的基本生态位包括深水和浅水两个区域，而它的实际生态位仅限于浅水区，比基本生态位要窄。对于 *Semibalanus* 而言，基本生态位和实际生态位都在深水区，两者是相同的(图 34.7)。

34.2.2 生态位重叠和同域物种的资源分配

当两个物种利用同一资源时就会发生生态位重叠(niche overlap)。在本书 32.3.2 中介绍了高斯所做的两种草履虫竞争关系的实验(图 32.4)。这也是有关生态位重叠的一个经典实验。高斯的实验证明，在两个生态位完全重叠的物种竞争有限的资源时，竞争优势较大的物种就会把另一物种完全排除掉，这就是生态学上的竞争排斥原理(competitive exclusion principle)。该原理决定了在同一群落中不可能有两个物种的生态位是完全相同的。但当两个物种的生态位发生部分重叠时，每个物种都会占有一部分无竞争的生态位空间，因此可以实现共存；而那部分重叠的生态位空间，最终将会被具有竞争优势的物种所占有。

如果资源很丰富，两种生物就可以共同利用同一种资源而彼此不给对方造成损害(如蜜蜂采蜜)。这就是说，生态位重叠本身并不一定伴随着竞争，只有当资源短缺时才会发生竞争。

在自然界中，两个生态位重叠的物种持久地进行竞争的事件是很罕见的。在同一个地理区域，生态上要求相似的物种之间，常常通过多种方式来减少生态位的重叠和避免竞争。例如，从植物或植被的垂直剖面上看，动物常常只局限在一定的空间觅食(图 34.8)。这种空间分离是由动物的形态和行为特化引起的，可使每一个物种都限定于生态环境的一定部位活动，并利用特定部位的资源，从而减少了生态位重叠并减弱了物种间的竞争。

在图 34.8A 中，绿啄木鸟和椋鸟通过食物特化而避免了竞争，两种鸟虽然都在地面取食，但前者吃蚂

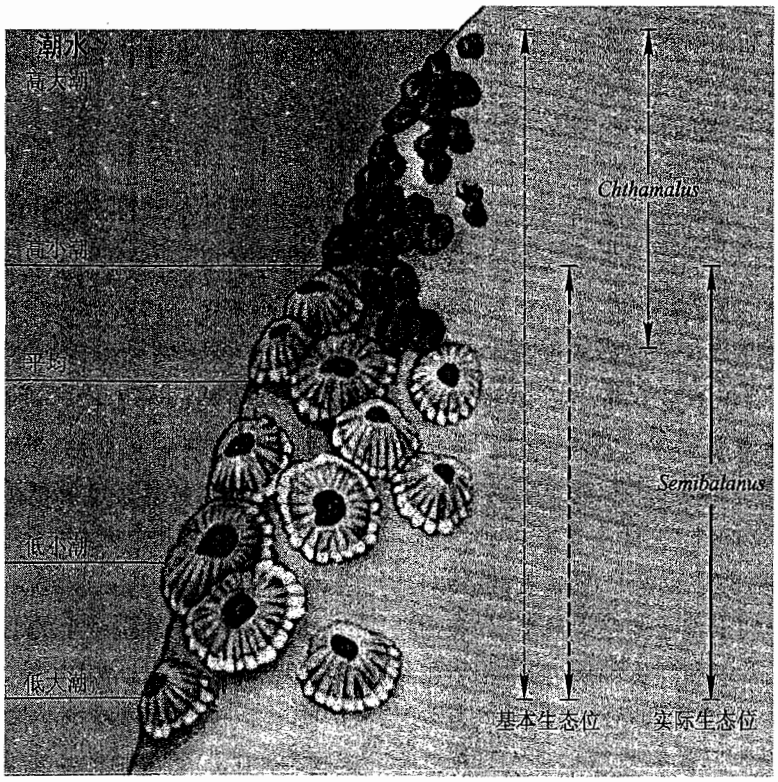


图 34.7 两种藤壶的生态位(仿 Raven,1999)

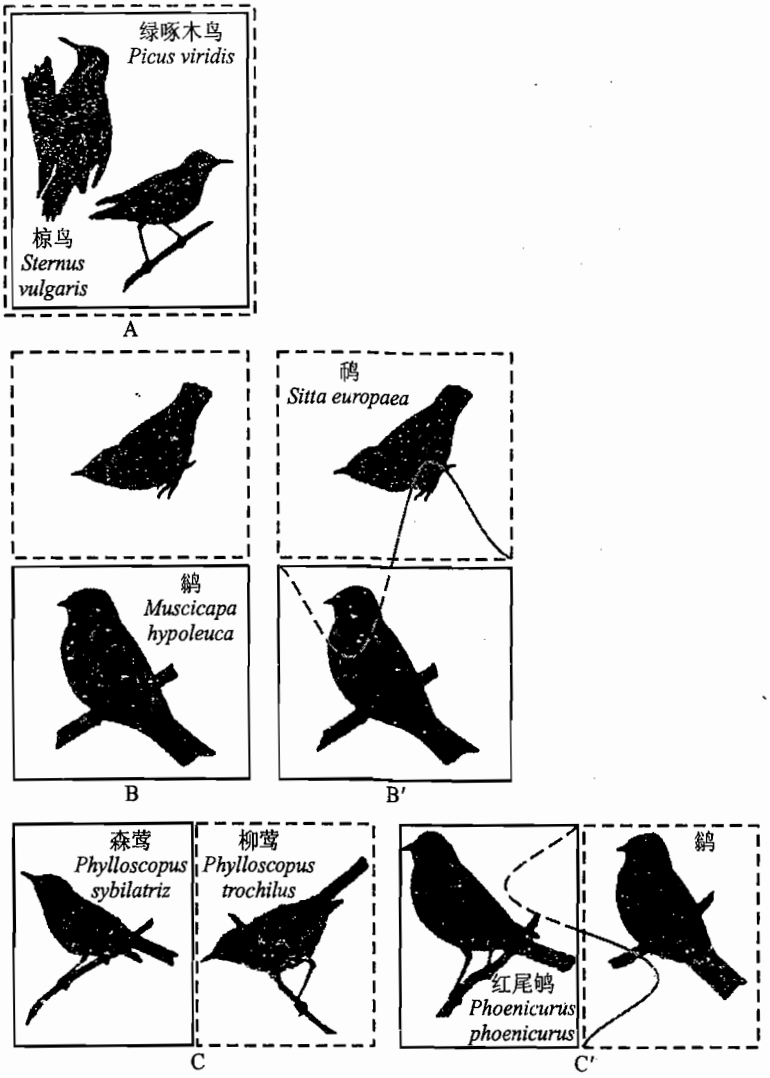


图 34.8 在食物特化、空间分隔基础上的生态位关系 两个物种借助于食物特化(A)、空间的垂直分离(B)和空间的水平分离(C)而减少了生态位重叠。B′和 C′说明了在空间分离的情况下,如果一方不存在,另一方就会扩大自己的垂直或水平活动范围

蚁,后者吃各种昆虫的幼虫。在图 34.8B 中,两种鸟借助于空间的垂直分离而避免了生态位重叠和竞争,鸸是在树干和大树枝上取食昆虫的幼虫,而鹟则从一个停歇点起飞捕捉飞行中的昆虫。在图 34.8C 中,两个物种是通过空间的水平分离而避免竞争的,森莺和柳莺各有自己的取食领域,彼此互不侵入。在上述垂直和水平空间分离的情况下,如果在对应的两个物种中有一方缺失,另一方就会扩大自己的垂直或水平活动范围(图 34.8B′和 C′),这也间接地说明了两个物种之间存在的竞争关系。

上述的例子说明,在同域分布物种之间通过生活于生境的不同部位,利用不同的食物和其他资源来减少生态位的重叠,减少和避免种间竞争。这种资源分配的方式是自然选择的过程所造成的,它使原初生态上相似的物种在资源的利用上产生分异,从而减小了竞争的压力。这样,就会使生境中的自然资源得到充分的利用,使一个群落能够包容下尽可能多的物种。

34.3 群落的演替及其实例

34.3.1 群落的演替是有规律的、有一定方向的和可以预测的

一块弃耕农田如果任其自由发展,那么不要很久,农田里就会长满各种野草,几年之后草本植物开始减少和消失,各种灌木却繁茂地生长起来,再过一些年,

杨树和松树也在这里长了起来，灌木又被挤到了次要地位，最后这块农田演变成了一片森林，这片森林在不受外力干扰的情况下将会长期占领那里，成为一个非常稳定的植物群落。上述农田的演变过程是一些植物取代另一些植物，一个群落取代另一个群落的过程，直到出现一个稳定群落才会终止。群落的这种依次取代现象就称演替（succession），群落演替是一个有规律的、有一定方向的和可以预测的自然过程。

从草本植物到灌木、从灌木到森林、从森林到稳定群落这一完整的演替过程就称为一个演替系列，而演替所经历的每一个具体的群落就称为演替系列阶段。每一个演替系列阶段所经历的时间长短是不一样的，短则一两年，长则几十年或几百年不等。在寒冷的阿拉斯加，即使是先锋植物阶段的演替（地衣苔藓群落）也需要花费 25～30 年的时间，而在热带地区，这个阶段的演替只需 3～5 年就够了。据估计，完成热带雨林的一个演替系列，大约需要 400～1000 年的时间。

群落演替的地点如果是从没有生长过任何植物的裸岩、沙丘和湖底，这种演替就被称为原生演替（primary succession）；如果由于火灾、洪水泛滥和人为破坏把原生群落毁灭，在被毁灭群落的基质上所进行的演替就被称为次生演替（secondary succession），如在森林火灾、人工弃耕和林木砍伐后所发生的天然演替就是次生演替，所谓次生林就是原始森林被砍伐后通过次生演替而生长起来的森林。一般说来，原生演替要比次生演替经历更长的时间，因为原生演替的基质和环境极为贫瘠和严酷，而次生演替的基质和环境是比较肥沃和温和的，原有群落毁灭后还留下了大量的有机质和生命的胚种（如孢子和种子等）。

34.3.2 从湖泊到森林要经历 5 个演替阶段

一个湖泊经历一系列的演替阶段可以演变为一个森林群落，演替过程大体要经历 5 个阶段（图 34.9）。演替的第一个阶段是裸底阶段，此时几乎没有什么植物能够扎根生长，最早出现在湖泊里的生物只能是浮游生物，这些浮游生物死后就沉积在湖底形成很薄的一层有机物质。当浮游生物的数量达到一定程度的时候，其他生物就出现了，如以微小生物为食的石蚕和小鱼等。与此同时陆地上的泥沙不断冲入湖中，这些泥沙同有机物质混合在湖底铺垫出一层疏松的软泥，这就为有根的沉水植物的定居创造了条件，于是像轮藻、眼子菜和金鱼藻一类的沉水植物就在湖底扎根生长了起来。这些植物的定居生长使湖底软泥变得更加坚实和富含有机质，这时演替已逐渐进入了第二个阶段，即沉水植物阶段。由于环境条件改变了，前一演替阶段的很多生物都不适应了，于是它们逐渐消失并代之以其他种类的生物，如蜻蜓稚虫、蜉蝣和小甲壳类动物。

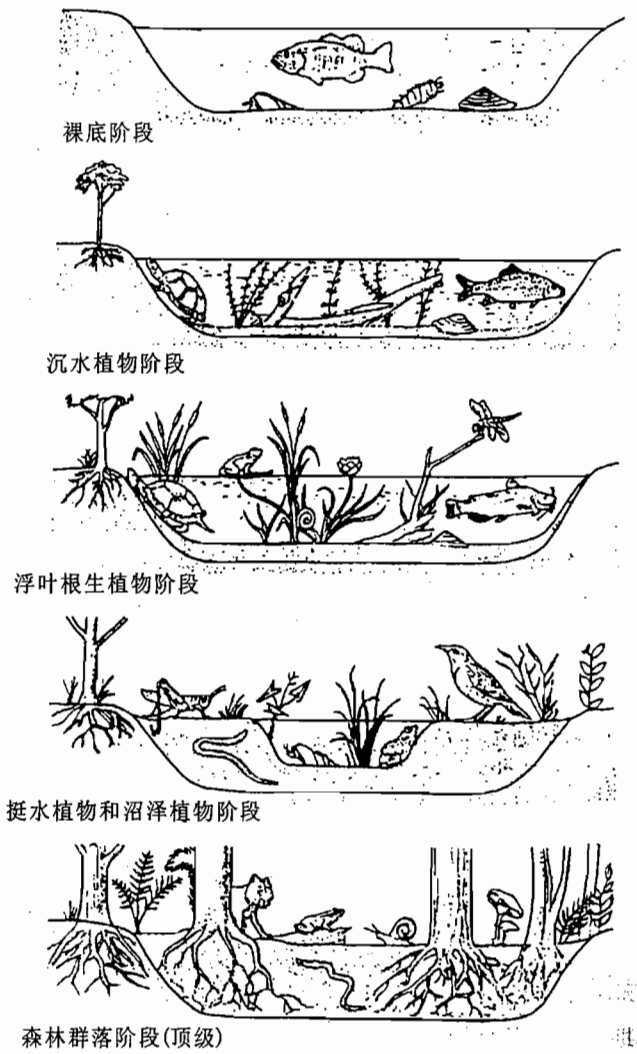


图 34.9 从湖泊到森林所经历的 5 个演替阶段

湖底有机物质和沉积物的迅速增加使湖底逐渐垫高、湖水变浅，于是有些植物就可以把根扎在湖底使叶浮在水面，这就是浮叶根生植物如睡莲和荇菜等。这些植物的出现标志着演替已进入了第三个阶段，即浮叶根生植物阶段。由于漂浮在水面的叶子阻挡了射入水中的阳光，使沉水植物的生长受到影响而逐渐被排挤。但此时动物的生存空间大为增加，于是动物的种类逐渐变得多样化起来。水螅、青蛙、潜水甲和以浮叶根生植物的叶为食的各种水生昆虫纷纷出现。

湖水水位的季节波动使湖边浅水地带的湖底时而露出水面时而又被水淹没。在这些地带柔弱的浮叶根生植物就失去了水对它的浮力和保护，因此无法再生存下去，于是挺水植物就占据了这一地带，它们把纤维状的根伸向四面八方牢牢地扎在湖底，使茎直立地挺出水面，叶伸向水面以上的空间最大限度地吸收着阳光。这是一类更高等的维管植物，主要种类有芦苇、香蒲、白菖和泽泻等，它们的定居标志着演替已发展到了第四个阶段——挺水植物阶段。此时浮叶根生植物阶段的动物开始减少或消失，一个新的动物群开始出现，这些动物更适应于生活在密集的挺水植物丛中。用肺呼吸的螺类代替了用鳃呼吸的螺类；各种蜻蜓和蜉蝣的稚虫生活在水下植物的茎秆上，当它们准备羽化时就沿着茎秆爬到水面；红翅乌鹍、野鸭和麝鼠也成了这里的常见动物。

挺水植物出现以后，由于湖底密集根系的发展和每年有大量的植物叶沉入水底，使湖底的有机物质大量增加，湖泊边缘的沉积物也开始变实变硬，很快就形成了坚实的土壤。这时候大部分湖面因长满了苔草、香蒲和莎草科植物而演变成了沼泽，这时的湖泊实际已经演替成了湿生草本植物群落。随着地面的进一步抬升和排水条件的改善，在沼泽植物群落中会出现湿生灌木，接着灌木又会逐渐让位于树木如杨树、榆树、槭树和白皮松等。随着森林密闭度的加大，这些不耐阴树种的实生苗就不再能生长，而适应于弱光条件下发育的树木实生苗就会生长起来并渐渐取得优势，如山毛榉、铁杉、枞树和雪松等。这些树种适合于生长在它们自己所创造的环境中，因此它们可以长久地在这里定居和繁殖下去，这是湖泊演替的最后一个阶段，即稳定的森林群落阶段。

从一个湖泊的演替过程可以看出，每一个群落在发展的同时都在改变着环境条件，环境的改变将越来越不利于原群落的生存和发展，但却为下一个群落的形成创造了条件。在演替达到顶极之前，一个新的群落迟早会在原有群落的基础上产生出来。

34.3.3 群落演替的终点是顶极群落

群落的演替是一个漫长的过程，一个人的一生很难看到一个完整的演替系列，但演替也并不是一个永恒延续的过程。一般说来，当一个群落演替到同环境处于平衡状态的时候，演替就不再进行了。在这个平衡点上群落结构最复杂最稳定，只要不受外力干扰，它将永远保持原状。演替所达到的这个最终平衡状态就称为顶极群落(climax)。顶极群落与正在演替中的非顶极群落的性质有明显不同(表34-1)。首先，在顶极群落中生物的适应特征与非顶极群落有很大不同，处于演替早期阶段的生物必须产生大量的小型种子以有利于散布，而生活在顶极群落中的生物只需要产生少量的大型种子就够了，因为生物的散布能力在群落演替的早期阶段是非常重要的，而在群落演替的后期则不太重要。其次，处于演替早期阶段的生物体积小、生活史短且繁殖速度快，以便最大限度地适应新环境和占有空缺生境。处于顶极群落中的生物则由于面临激烈的生存竞争往往个体大、生活史长并且长寿，这有利于提高竞争能力。

表34-1 顶极群落与正在演替中群落的特征比较

群落特征	顶极群落	演替中群落
1. 生物大小和寿命	大，长	小，短
2. 生活周期	长，复杂	短，简单
3. 物种多样性	高	低
4. 群落结构层次	复杂	简单
5. 食物链类型	以腐食为主	以捕食为主
6. 群落净生产量	低	高
7. 有机物总量	多	少
8. 无机物循环	封闭	开放
9. 腐屑在营养物再生中的作用	重要	不重要
10. 营养保持能力	强	弱
11. 内部共生关系	发达	不发达
12. 抗干扰能力	强	弱
13. 信息量	多	少
14. 总生产量/群落呼吸量	=1	>1
15. 总生产量/生物量	低	高
16. 熵	低	高

另外，在森林顶极群落中，树木的实生苗都具有在阴暗的环境中进行缓慢而正常生长的能力，否则它们就不能自我更新和长期定居下去。在群落演替的早期阶段，群落生产量大于群落呼吸量(即 $P>R$)，因此净生产量很高并使生物量不断增加。但随着演替的进行就会有越来越多的总生产量被用于呼吸消耗，当总生产量等于呼吸消耗量($P=R$)的时候，演替

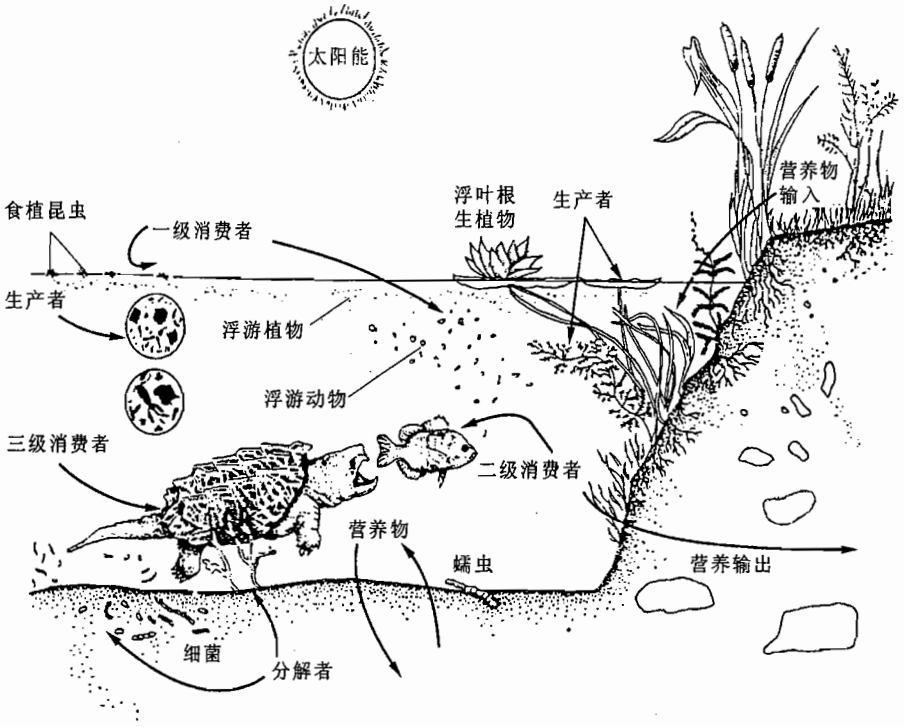
便不再进行(已达到顶极群落),此时的总生产量将　　全部用于群落的维持。

思考题

1. 什么是群落？为什么说群落不是物种的任意组合？
2. 群落中物种之间有哪些主要的相互关系？各举一个实例说明。
3. 地球上有哪些主要的陆地群落类型,其所处环境有什么特点？
4. 群落的垂直结构是怎样形成的？与植物生长型有什么关系？
5. 什么是生态位？研究生态位有什么重要意义？
6. 为什么说生态位重叠不一定意味着竞争？
7. 生态位重叠有几种可能的情况？
8. 物种之间都有哪些减少和避免竞争的适应性？
9. 什么是演替、演替系列和演替系列阶段？
10. 从湖泊演变为森林要经历哪几个演替阶段？演替的动力是什么？
11. 什么是顶极群落？它与正在演替中的非顶极群落有什么差异？

35 生态系统及其功能

35.1 生态系统的基本结构
35.2 生态系统中的生物生产力
35.3 生态系统中的能量流动和物质循环
35.4 人类活动对生物圈的影响



一个池塘生态系统(引自 T. Stiling,1999)

生态系统(ecosystem)一词是 A. G. Tansley 于 1936 年首先提出来的,是指在一定的空间内生物成分和非生物成分通过物质循环和能量流动而互相作用、互相依存而构成的一个生态学功能单位。地球上有许多大大小小的生态系统,大至生物圈(biosphere)、海洋和陆地,小至森林、草原、湖泊和小池塘。除了自然生态系统以外还有很多人工生态系统,如农田、果园、自给自足的航天飞船和用于验证生态学原理的各种封闭的微宇宙等。

任何生态系统都是由非生物成分(无机物、有机物、气候和能源)和生物成分组成的,生物成分按其在生态系统中的功能可划分为三大功能类群,即生产者、消费者和分解者。生产者可以借助于光合作用生产糖类、脂肪和蛋白质,并把太阳能转化为化学能贮存在合成的有机物中。消费者是指以动植物为食的动物,消费者也包括杂食动物和寄生生物。分解者最终可把生物死亡后的残体分解为无机物供生产者重新吸收和利用。细菌和真菌是最主要的分解者。能量流动和物质循环是生态系统的两大重要功能。

35.1 生态系统的基本结构

35.1.1 食物链相互交叉形成食物网

生产者所固定的能量通过一系列的取食和被取食关系在生态系统中传递，生物之间存在的这种单方向的营养关系就称为食物链(food chain)(图 35.1)。由于能量的每次传递都会损失大量能量，所以食物链通常只由 4～5 个环节组成，如鹰捕捉蛇，蛇吃小鸟，小鸟捕食蝗虫，蝗虫吃草。在任何生态系统中都存在着两种类型的食物链，即捕食食物链和腐食食物链。前者是以活的生物为起点的食物链，后者是以死亡的动植物或腐败有机物为起点的食物链。在多数陆地生态系统和浅水生态系统中以腐食食物链为主，在海洋生态系统中以捕食食物链为主，这是因为海洋中的生产者通常是微小的单细胞藻类，它们体积小、繁殖速度快，很快就被浮游动物或其他动物整个吃掉，死后被分解的数量却很少。能量在沿着捕食食物链传递时，每从一个环节到另一个环节能量大约要损失 90%，从这一事实不难看出为什么地球上的植物要比动物多得多，食植动物要比食肉动物多得多，这无论是从个体数量、生物量或能量的角度来看都是如此。

实际上自然界生物之间所存在的取食和被取食关系远不像食物链所表达的那么简单，食虫鸟不仅捕食蛾类，也捕食蝗虫和其他动物，而且食虫鸟本身也是多种动物的捕食对象，可见食物链的每一个环节都与周围的很多生物有着错综复杂的普遍联系，这种联系像一个无形的网把所有生物都包括在内，使它们之间都有着直接或间接关系，这就是食物网(food web)(图 35.2)。食物网越复杂生态系统就越稳定，食物网越简单生态系统就越容易发生波动和毁灭。假如在一个岛屿上只有草、鹿和狼，那么鹿一旦灭绝，狼就会饿死；如果除了鹿以外还有其他食植动物，那么鹿一旦灭绝，对狼的影响就不会那么大。反过来说，如果狼一旦灭绝，鹿的数量就会急剧增加，草就会遭到过度啃食，结果鹿和草的数量都会大大下降，甚至会同归于尽。但如果除了狼以外还有其他食肉动物存在，那么狼一旦消失，其他食肉动物就会增加对鹿的捕食压力而不致使鹿群发展得太大，从而就可防止生态系统的崩溃。苔原生态系统是地球上食物网结构比较简单的生态系统，因此个别物种的兴衰都有可能导致整个苔原生态系统的

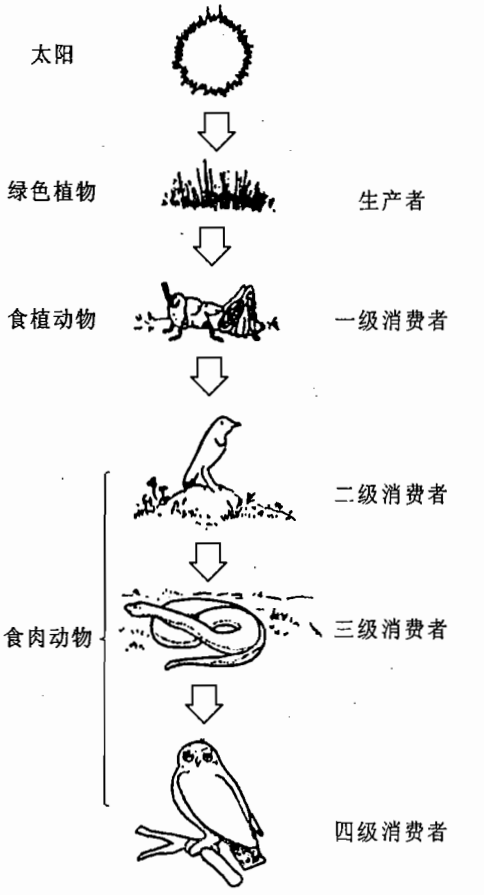


图 35.1 能量沿着一个陆地食物链传递(引自 Ricklefs,1990)

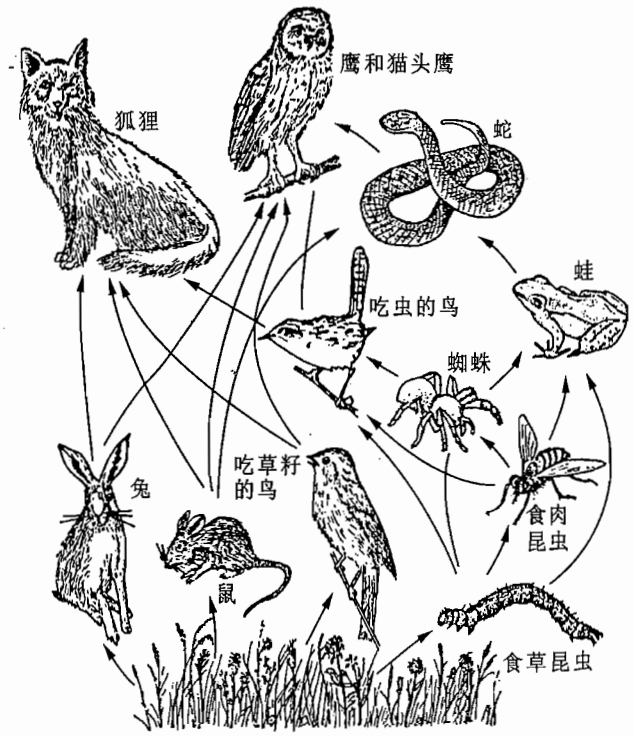


图 35.2 食物网

失调和毁灭，例如，如果构成苔原生态系统食物链基础的地衣因大气二氧化硫超标而导致生产力下降或完全消失，就会对整个生态系统产生灾难性影响，北极驯鹿主要以地衣为食，狼捕杀驯鹿，而爱斯基摩人主要以狩猎驯鹿为生。因此在开发苔原生态系统的自然资源时，必须对该系统的食物链和食物网结构进行深入研究，以便尽可能减少对这一脆弱生态系统的损害。

35.1.2 生态学家为什么要提出营养级和生态金字塔的概念

营养级(trophic level)的概念是在食物链和食物网的基础上提出来的，是为了使生物之间复杂的营养关系变得更加简明和便于定量地对能量流动和物质循环进行分析。一个营养级是指处于食物链某一环节上的全部生物种的总和，例如，所有绿色植物都位于食物链的起点，它们构成了第一个营养级(图 35.3)；所有以植物为食的动物都归属第二个营养级，即食植动物营养级；第三个营养级则包括全部以食植动物为食的食肉动物；以此类推可以有第四个和第五个营养级等。由于食物链的环节数目是有限的，所以营养级的数目也是有限的，通常是 4～5 个。一般说来，营养级的位置越高，归属于这个营养级的生物种类和数量就越少，当少到一定程度的时候就不可能再维持另一个营养级中生物的生存了。

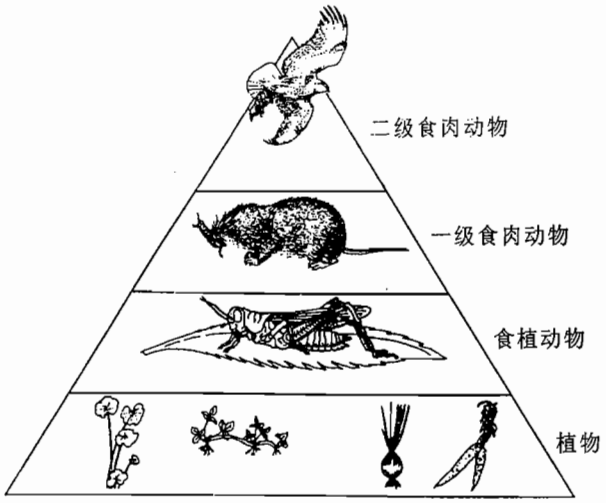


图 35.3 生态系统中的营养级(改绘自 Ricklefs,1968)

生态金字塔(ecological pyramid)是指各营养级之间的某种数量关系，这种数量关系可以采用个体数量单位、生物量单位或能量单位表示，采用这些单位所构成的生态金字塔分别称为数量金字塔、生物量金字塔和能量金字塔(图 35.4)。数量金字塔是 C. S. Elton 首先提出来的，他曾指出在食物链不同环节上生物的数量存在明显差异。通常在生物链的起点生物个体数量最多，在往后的各个环节上生物个体数量逐渐减少，到了顶位食肉动物数量就会变得极少，因此数量金字塔一般是呈下宽上窄的正锥体(图 35.4a)。有人曾仔细统计过 0.1 hm^2 草原上各个营养级的生物数量，结果有草 150 万株、食草动物 20 万头(包括鼠、兔、羊和各种食植性昆虫等)、一级食肉动物 9 万头(包括鼬、狐、狼和各种捕食性昆虫)和顶位食肉动物 1 头。数量金字塔在有些情况下可以呈现出倒锥形，例如，在森林中树木的株数就比植食动物的个体数量少得多，表现为明显的上宽下窄的倒金字塔。

生物量金字塔是以生物的干重表示营养级中生物的总重量(即生物量)，一般说来，植物的生物量要大于食植动物的生物量，而食植动物的生物量又会大于食肉动物的生物量，因此生态金字塔的图形通常是上窄下宽的正锥体(图 35.4b)，但是在海洋生态系统中常常表现为一个倒锥体生物量金字塔，如英吉利海峡的生物量金字塔(图 35.4c)。能量金字塔是利用各营

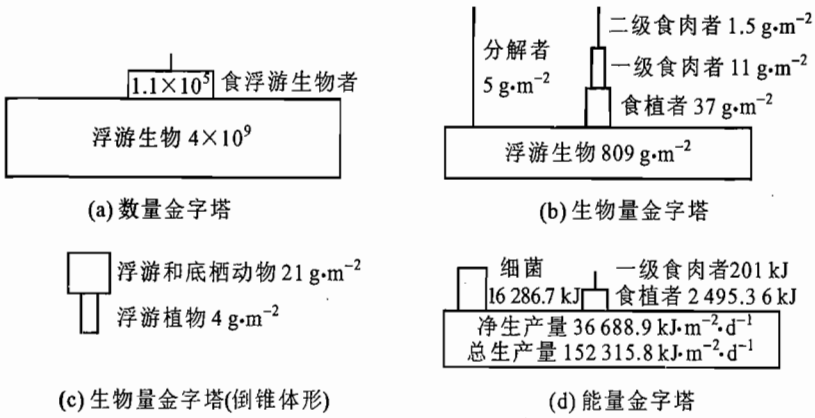


图 35.4 生态金字塔(引自 Teal,1962)

养级所固定的总能量多少来构成的生态金字塔，能量金字塔总是呈正锥体图形(图 35.4d)而绝不会出现倒锥体，因为绿色植物所固定的能量绝不会少于靠吃它们为生的食植动物所含有的能量，食肉动物所含有的能量是靠吃食植动物获得的，因此它们的能量也绝不会多于食植动物。总之，能量从一个营养级流向另一个营养级总是逐渐减少的，这一点在任何生态系统中都是一样的。

35.1.3 生物圈是地球上最大的生态系统

生物圈是指地球有生物存在的部分，它是地球表面不连续的一个薄层，其高度最高可达到离地面 10 000 m处或更高，最低可达到地下植物最深的根际处、地下洞穴的最深处和海底热火山口的深度。在深海地壳的裂口处有热气和热水喷涌而出，那里聚集着令人难以置信的大量海洋生物，都是一些具有独特适应性的瓣鳃类、多毛类和甲壳类动物，它们能生活在完全黑暗、压力极大和温度极高的环境中，这一海底生物世界与已知地球表面的生物圈完全不同，主要表现在能源和代谢途径的差异上，它从根本上改变了我们关于生物生存地点和如何生存的概念。图 35.5 是生物圈的一个垂直剖面图。

此外，在地球的很多地方是没有生物的，如果有也十分稀少或只是暂时存在，难以形成永久性的生物群落，在两极环境极端恶劣的地区、在最干旱的广大荒漠腹地、在终年覆盖着冰雪的高山峰顶、在被有毒废物严重污染了的某些陆地和水域以及大部分深海水域中是找不到任何生物的，因此那里也就谈不上生物圈的存在。

如果用一座 8 层楼的高度(约 30 m 高)代表地球的直径，那么整个生物圈的厚度就相当于楼顶上约 4 cm厚的一个薄层，而生物圈中有生物生产力的厚度就只相当于一张纸的厚度(约 0.3 mm)，地球上最适宜的栖息地如清澈的珊瑚海和热带雨林就分布在这一薄薄的生物圈层中，而与人类关系重大的陆地生物圈只占地球表面的不到 1/4，而且还经常受到人类活动的损害。这个生物圈是我们整个人类的生命维持系统，它为我们生产氧气、制造食物、处理废物和维持其他所有生物的生存。生物圈是一个无限复杂的生物化学系统，它借助于令人难以置信的生物多样性而吸收、转化、加工和贮存太阳能。当生物圈遭到破坏时，环境

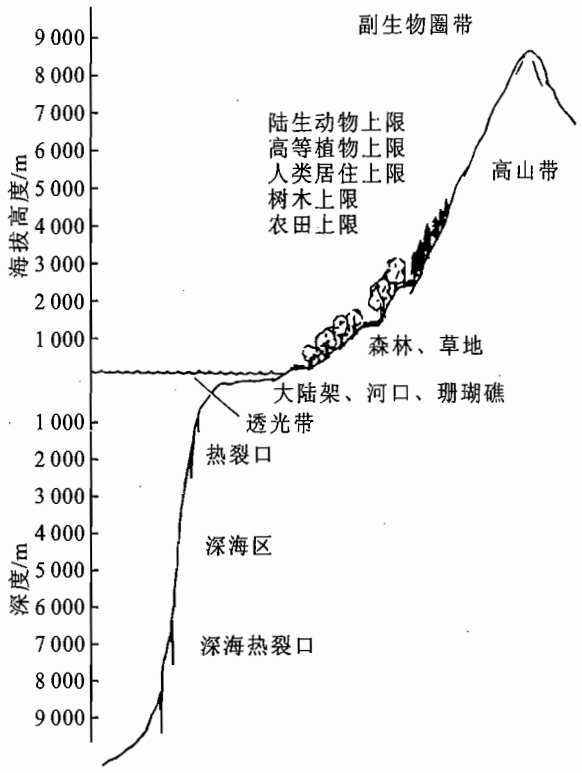


图 35.5 生物圈的垂直剖面图 副生物圈带中主要是细菌和真菌孢子

条件就更可能趋向于极端，正常的平衡状态就会被打破。当草原过牧和陆地被过度开垦和滥用的时候，自然干旱周期就会大大缩短，这将是一场灾难性的气候变化。当森林受到破坏时，高温和低温之间的差异就会比有森林存在时大得多。当水源林遭到砍伐时，洪水的威胁就更加凶险。1998 年我国长江流域的大洪水就与长江上游水源林遭砍伐有直接关系。要想在地球上保持温和的气候就必须保持生物圈和生态系统的完整性，使其免遭破坏。

35.2 生态系统中的生物生产力

35.2.1 初级生产量是生态系统的基石

初级生产量或称第一性生产量(primary production)是指绿色植物借助光合作用所制造的有机物质，因为这是生态系统中最基本的能量固定，所以具有奠基石的作用，所有消费者和分解者都直接间接依赖初级生产量为生，因此没有初级生产量就不会有消费者和分解者，也就不会有生态系统。

在初级生产量中，有一部分是被植物自己的呼吸

(R)消耗掉了,剩下的部分才用于植物的生长和繁殖,这部分就是净初级生产量(NP),而把包括呼吸消耗在内的全部生产量称为总初级生产量(GP),这三者之间的关系是:

$$GP=NP+R$$

NP 代表着植物可提供给动物和人利用的能量。初级生产量通常是用 g 干重·m^{-2}·a^{-1} 或 J·m^{-2}·a^{-1} 的单位表示。

由于净初级生产量是用于植物的生长和繁殖,因此随着时间的推移,植株越长越大,株数越来越多,而构成植物体的有机物质(根、茎、叶、花、果实等)也就越积越多。逐渐积累下来的这些净生产量就称为生物量(biomass),可见生物量实际上就是净生产量的累积量。生物量的单位通常是用 g 干重·m^{-2} 或 J·m^{-2} 表示。显然如果 $GP-R>0$,则生物量增加;若 $GP-R<0$,则生物量减少;$GR=R$ 则生物量不变。生物量的概念也可以应用于动物,通过动物生物量的计算可以推测各类动物在生态系统中的相对重要性。

地球各地的净初级生产量和生物量随温度和雨量的不同而有很大差异。在陆地生产系统中净初级生产量最高的是热带雨林,其平均值为 2 000 g·m^{-2}·a^{-1},生物量也是热带雨林最大,平均值为 45 000 g·m^{-2}·a^{-1}。开阔大洋的净初级生产量很低,平均只有 125 g·m^{-2}·a^{-1}。总的说来,海洋的净初级生产量要比陆地低得多,海洋面积约比陆地大一倍,但其净初级生产量却只有陆地的一半。

生态学家 E. Transeau 曾对一块面积为 0.405 hm^2 的玉米田在一个生长季内(100 d)的初级生产效率进行了研究,他发现这块玉米田只能把总入射日光能的 1.6% 转化为总初级生产量,其中的 23.4% 用于呼吸代谢,其余 76.6% 转化为净初级生产量,约相当总入射日光能的 1.2%。在差不多相同的气候条件下,F. Golley 曾对一块长满了一年生禾本科植物和阔叶草本植物的荒地进行了类似的研究,结果表明这块荒地的总初级生产效率约为 1.2%,而净初级生产效率约为 1%。自 20 世纪 40 年代以来,对各种生态系统的初级生产效率所做的大量研究表明,在自然条件下总初级生产效率很难超过 3%。一般说来在富饶肥沃地区,总初级生产效率可以达到 1% ~2%,而在贫瘠荒凉地区,大约只有 0.1%。就全球平均来讲,大约是 0.2% ~0.5%。

35.2.2 次级生产量是消费者生产的有机物质

次级生产量或称第二性生产量(secondary production)是指动物靠吃植物、吃其他动物和吃一切现成有机物质而生产出来的有机物,包括动物的肉、蛋、奶、毛皮、血液、蹄、角以及内脏器官等。这类生产在生态系统中是有机物质的再生产,所以称为次级生产量,归根结底次级生产量还是要依靠植物在光合作用中所生产的有机物质。所有消费者和分解者(包括大多数细菌和真菌)都属于次级生产者,因为它们都是异养生物。

从理论上讲,植物的全部净生产量都可被消费者和分解者利用并转化为次级生产量,但实际上任何一个生态系统中的净初级生产量,都因消费者数量不足而没有被充分利用,常常是大部分没被利用。此外还有很多植物是因为不可食或生长在动物根本达不到的地方而无法被利用。被动物吃进体内的食物也会有一部分将通过动物的消化管原封不动地排出体外,鼠类可消化它们吃进食物的 85% ~90%,而蝗虫只能消化 30%。可见在动物吃进的食物中并不能全部被同化和利用。在已被同化的能量中也还会有一部分用于动物的呼吸代谢和生命的维持(包括基础代谢、运动和各种日常活动如捕食、战斗、求偶等),这部分能量是无形的和看不见的,它最终将以热的形式释放。除此之外剩下的部分才能用于动物身体各种器官组织的生长和产生新的个体,这些看得见摸得着的有形的东西才是我们所说的次级生产量。次级生产量的具体生产过程可从图 35.6 中看得清清楚楚。该图适用于任何一

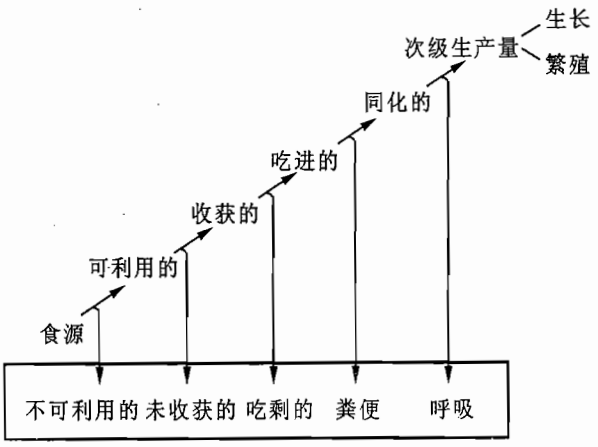


图 35.6 次级生产量生产过程中的能量损失

种动物,对食植动物来说,食源是初级生产量(即植物);对食肉动物来说,食源是次级生产量(即作为猎物的其他动物)。动物捕到猎物后往往不是全部吃下去,总是剩下毛皮、骨头和内脏,这也属于能量的丢弃和损失。

对一个动物种群来说,能量收支情况可以用一个公式表示,即 $C=A+FU$,其中 C 代表动物从外界摄取的能量,A 代表被同化的能量,而 FU 代表以粪便形式损失的能量。A 又可分为两项,即 $A=P+R$,其中 P 代表次级生产量,R 代表呼吸消耗。由此可以得到 $P=C-FU-R$,其含意是:次级生产量等于动物吃进的食物减掉粪便中所含有的能量,再减掉呼吸代谢所释放的能。

显然,在所有生态系统中次级生产量都要比净初级生产量少得多,例如,全球热带雨林的年净初级生产量为 15.3×10^9 t 碳,而次级生产量为 11.0×10^7 t 碳,又如全球温带草原的年净初级生产量为 2.0×10^9 t 碳,而次级生产量只有 3.0×10^7 t 碳。海洋生态系统的一个显著特点是食植动物有极高的取食效率,海洋动物利用海洋植物和原生生物(主要是单细胞藻类)的效率约相当于陆地动物利用陆地植物(主要是纤维素含量极高的高等植物)效率的 5 倍!正是由于这一特点,海洋初级生产量的总和虽然只有陆地初级生产量的 1/3,但海洋次级生产量却相当于陆地次级生产量的 3 倍多。研究海洋的次级生产量具有重要的实用意义,因为这个问题与海洋鱼产量有着密切关系。J. H. Ryther 根据海洋初级生产量及其转化效率推算,海洋鱼类的最大生产量是 2.4×10^8 t 鲜鱼,但人类显然不能把它们全都捕捞上来,因为海洋里还有很多以鱼为食的动物,此外,一部分生产量还必须用于鱼类自身的更新。据估计,人类每年只能从海洋中捕捞大约 10^8 t 鱼,这可能就是海洋鱼类的最大持续产量。当然,还有一些种类的鱼目前尚未被食用,这些鱼大约还可提供 $2.0\times10^7\sim5.0\times10^7$ t 的产量,这就是说,人类每年从海洋中捕捞鱼的极限是 $1.2\times10^8\sim1.5\times10^8$ t。

35.3 生态系统中的能量流动和物质循环

35.3.1 能量在流动过程中的传递效率很低

当能量沿着一个食物链流动时,测定食物链每一个环节上的能量值就可以获得生态系统内一系列特定点上能流的准确资料。F. B. Golley 曾对一个由植物、田鼠和鼬 3 个环节组成的食物链进行了定量的能流分析(图 35.7 和图 35.8)。从图中可以看出,食物链每个环节上的净初级生产量(NP)都只有很小的一部分得到了利用,例如,99.7% 的植物没有被田鼠利用,其中包括未被取食的($b=99.6\%$)和取食后未被消化的

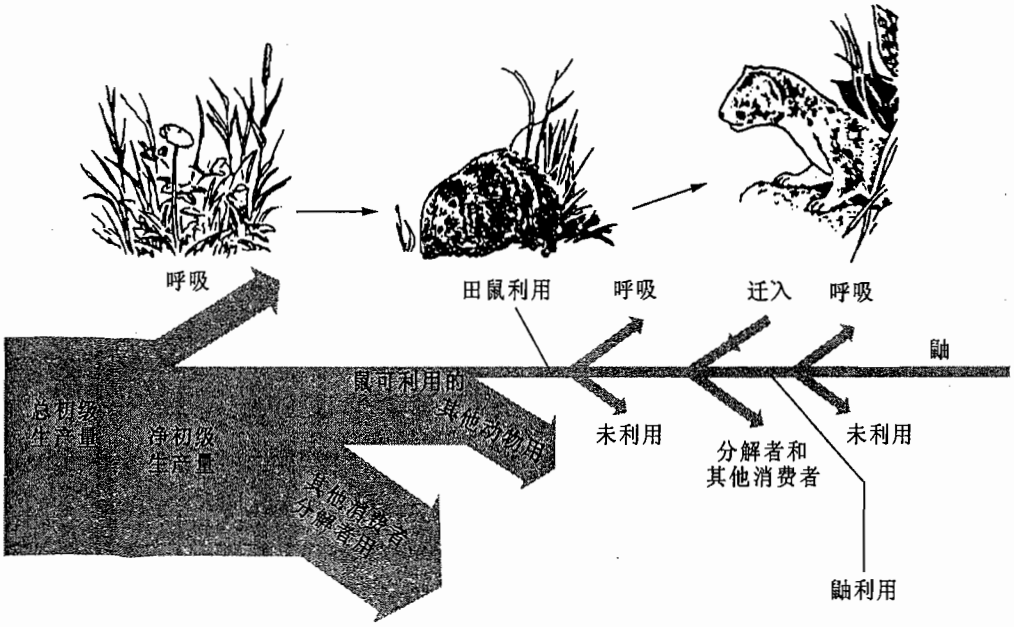


图 35.7 能量沿一个荒地食物链流动的示意图(改绘自 Smith,1996)

(c=0.1%),而田鼠本身(包括外地迁入的)也有62.8%没有被鼬利用,其中包括未被捕食的(b=61.5%)和吃下后未被消化的(c=1.3%)。

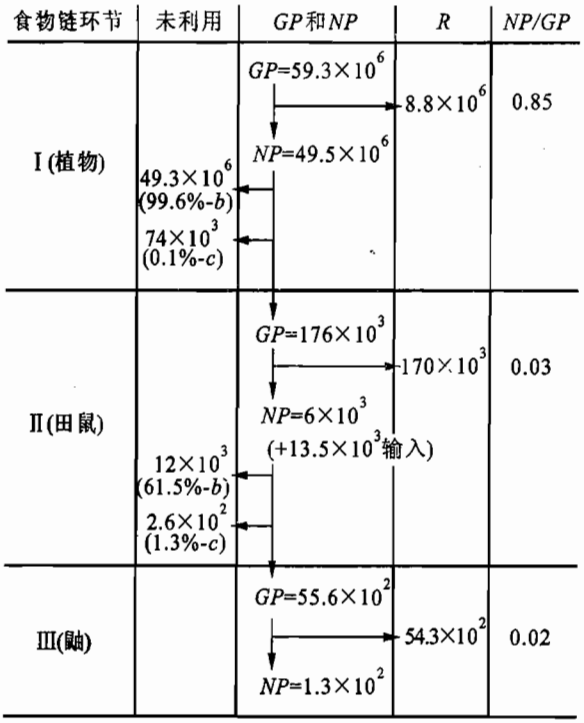


图 35.8 能量沿荒地食物链流动的定量分析 单位:cal·$hm^{-2}\cdot a^{-1}$,1 cal=4.18 J(改绘自 Golley,1960)

能量流动(energy flow)过程中能量损失的另一个重要方面是生物的呼吸消耗(R),植物的呼吸消耗比较少,只占总初级生产量(GP)的15%,但田鼠和鼬的呼吸消耗相当多,分别占各自总次级生产量的97%和98%,而只有很小一部分转化形成了净次级生产量。由于能量在沿食物链从一种生物到另一种生物的流动过程中未被利用的能量和因呼吸而损失的能量极多,致使鼬的数量不可能很多,因此鼬的潜在捕食者(如猫头鹰)即使能够存在的话,也要在该研究地区以外的更大范围内捕食才能维持生存。

也可研究能量沿着营养级流动,即从一个营养级流向另一个营养级,例如图35.9就是Cedar Bog湖能量沿营养级流动的定量分析。从图中可以看出,入射该湖的日光能总量是497 360 $J\cdot cm^{-2}\cdot a^{-1}$,湖中生产者的总初级生产量是463 $J\cdot cm^{-2}\cdot a^{-1}$,其能量固定效率大约是0.1%。在生产者所固定的能量中有96 $J\cdot cm^{-2}\cdot a^{-1}$(约占$GP$的21%)是被生产者自己的呼吸代谢消耗掉了,被食植动物吃掉的只有63 $J\cdot cm^{-2}\cdot a^{-1}$(约占$NP$的17%),被分解者分解的只有13 $J\cdot cm^{-2}\cdot a^{-1}$(约占$NP$的3.4%)。其余没有得到利用的$NP$竟多达293 $J\cdot cm^{-2}\cdot a^{-1}$(约占$NP$的79.5%),这些没有被利用的$NP$最终都沉到湖底形成沉积物。显然在Cedar Bog湖中没有被动物利用的净初级生产量要比被利用的多得多。

在食植动物所利用的63 $J\cdot cm^{-2}\cdot a^{-1}$的能量中,有18.8 $J\cdot cm^{-2}\cdot a^{-1}$(占总次级生产量的30%)用在了自己的呼吸上,其余的43.9 $J\cdot cm^{-2}\cdot a^{-1}$(占70%)从理论上讲都可以被食肉动物所利用,但实际上食肉动物只利用了12.6 $J\cdot cm^{-2}\cdot a^{-1}$(占可利用量的28.6%),这个利用率虽然比净初级生产量的利用率高,但还是相当低的。在食肉动物的总次级生产量中,呼吸代谢大约要消耗掉60%即7.5 $J\cdot cm^{-2}\cdot a^{-1}$,这种消耗比食植动物(30%)和植物(21%)的呼吸消耗要高得多。其余的5 $J\cdot cm^{-2}\cdot a^{-1}$(占40%)大都没有被更高位的食肉动物所利用,而每年被分解者分解掉的又微乎其微,所以大都作为动物有机残体沉积到了湖底。

从对Cedar Bog湖各营养级之间能量流动的定量分析中可以看出两个重要特点:首先,能量流动是单方向的和不可逆的,所有能量迟早都会通过生物呼吸被耗散掉;其次,能量在流动过程中会急剧减少,主要是因为资源利用率不高和生物的呼吸消耗。因此,任何

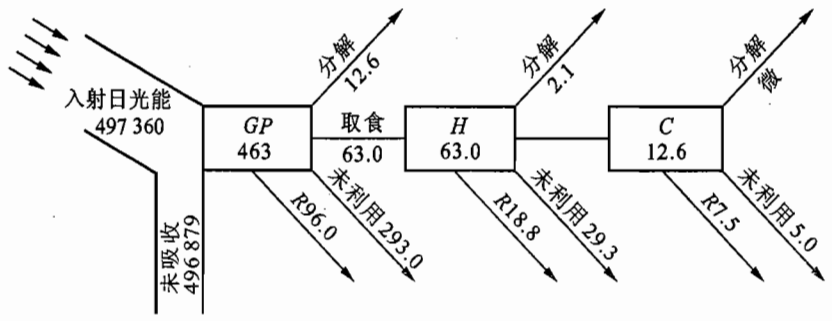


图 35.9 Cedar Bog湖能量沿营养级流动的定量分析 GP=总初级生产量,H=食植动物,C=食肉动物,R=呼吸;单位:$J\cdot cm^{-2}\cdot a^{-1}$

生态系统都需要不断得到来自外部的能量补给，如果在一个较长时期内断绝对一个生态系统的能量输入，这个生态系统就会自行消亡。

35.3.2 物质循环可分为3种不同类型

能量流动和物质循环是生态系统的两大基本功能（图35.10）。能量流动是单方向不可逆的，而物质的流动则是循环式的。各种物质和元素是不灭的，都可借助其完善的循环功能被生物反复利用，因此对于一个封闭的和功能完善的生态系统来说，无需从外界获得物质补给就可长期维持其正常功能。地球生物圈就是这样一个自给自足、自我维持的最大生态系统。

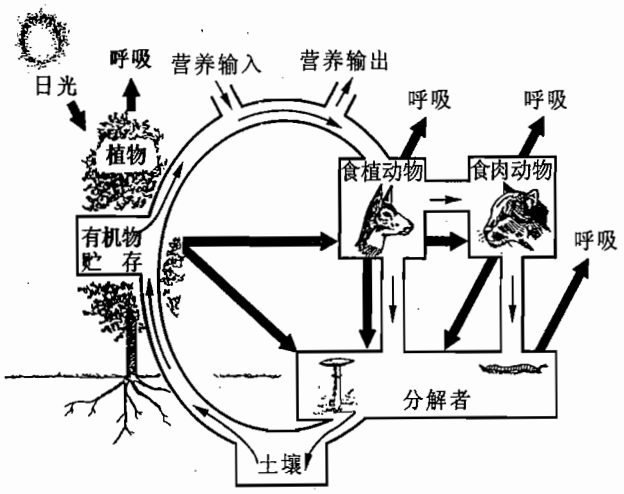


图35.10 生态系统中的能量流动（➡）和物质循环（→）（改绘自 Smith，1996）

生态系统中的物质循环又称为生物地球化学循环（biogeochemical cycle），简称生物地化循环，可分为3种基本类型，即水循环、气体型循环（gaseous cycles）和沉积型循环（sedimentary cycles）。在气体型循环中，物质的主要储存库是大气圈和海洋，其循环与大气圈和海洋密切相关，具有明显的全球性，循环性能最为完善。凡属于气体型循环的物质，其分子或化合物常以气体形式参与循环过程。属于气体型循环的物质有氧、二氧化碳、氮、氯、溴和氟等。属于沉积型循环的物质，其分子或化合物几乎无气体形态，这些物质主要是通过岩石的风化和沉积物的分解转变为可被利用的营养物质，而海底沉积物转化为岩石圈成分则是一个缓慢的单向的物质移动过程，时间要以数千年计。沉积型循环物质的主要储存库是土壤、沉积层和岩石圈，因此，这类物质循环的全球性不明显，循环性能也不完善。属于沉积型循环的物质主要有磷、钙、钾、钠、镁、铁、锰、碘、铜和硅等，其中磷是最典型的沉积型循环物质，它从岩石中经风化和开矿释放出来，最终又沉积在海底转化为新的岩石。气体型循环和沉积型循环虽然各有特点，但都受能流的驱动并都依赖于水的循环。

人类在生物圈水平上对物质循环过程的干扰在规模上与自然过程相比是有过之而无不及，而且人类的影响已扩展到作为生物主要构成成分的碳、氧、氮、磷和水的全球循环，这些物质或元素的自然循环过程只要稍受干扰就会对人类本身产生深远影响。

35.3.3 水的全球循环带动着其他物质的循环

水和水循环对于生态系统具有特别重要的意义。水中携带着大量各种化学物质周而复始地循环，极大地影响着各类营养物质在地球上的分布。水的主要循环路线是从地球表面通过蒸发进入大气圈，同时又不断从大气圈通过降水而回到地球表面。每年地球表面的蒸发量和降水量是相等的，但陆地的降水量大于蒸发量，而海洋的蒸发量大于降水量，因此陆地每年都把多余的水通过江河源源不断地输送给大海，以弥补海洋大量的亏损（图35.11）。生物在全球水循环中所起的作用很小，虽然植物在光合作用中要吸收大量的水，但通过呼吸和蒸腾作用又把大量的水送回了大气圈。

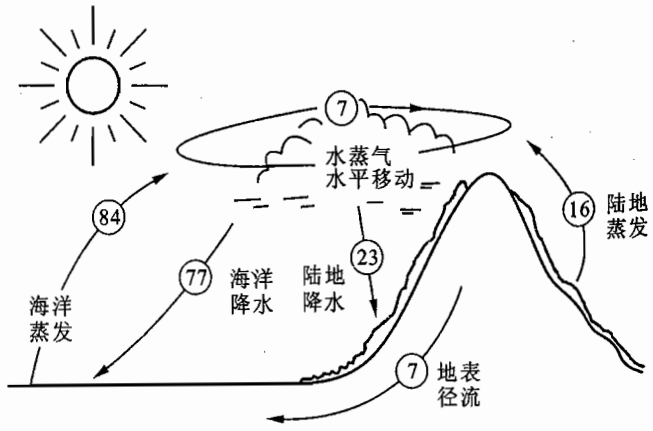


图35.11 水的全球循环 图中数值表示占总降水量的百分数（引自 Smith，1996）

地球上的淡水大约只占地球总水量的3%，其中的75%又都被冻结在两极的冰盖和冰川中。如果地球上

的冰雪全部融化，其水量可盖满地球表面 50 m 厚，虽然地球的全年降水量多达 5.2×10^{17} kg(5.2×10^{8} km^3)，但是大气圈中的含水量却是微不足道的，地球全年的降水量约等于大气圈含水量的 35 倍，这表明大气圈含水量只够 11 天降水用，平均每过 11 天，大气圈中的水就会周转一次。

水循环的另一个特点是每年降到陆地上的水大约有 1/3 又以地表径流的形式流入了海洋。地表径流能够溶解和携带大量营养物质，把它们从一个生态系统搬运到另一个生态系统，这对补充某些生态系统营养物质的不足起着重要作用。由于水总是从高处向低处流动，所以高地往往比较贫瘠，而低地比较肥沃如沼泽地和大陆架就是这种最肥沃的低地，也是地球上生产力最高的生态系统之一。

河川和地下水是人类生活和生产用水的主要来源，人类每年所用的河川水约占河川总水量的一半，今后随着生活、灌溉和工业用水量的增加，人类还将利用更多的河川水。地下水是指植物根系所达不到且不会因为蒸发作用而受到损失的深层水，随着人类对地下水的过量抽取和利用，其蕴藏量将会越来越少。当前人类所面临的水资源问题不是由于降落在地球上的水量不足，而是水的分布不均衡，这与人口的过于集中有关。由于人类已经强烈地参与了水的全球循环，致使自然界可以利用的水资源已经大为减少，水的质量也已明显下降，现在水的自然循环过程已不足以弥补人类活动对全球水资源所造成的有害影响。

35.3.4 碳的全球循环对生命至关重要

碳对生物和生态系统的重要性仅次于水，它构成生物体干重的 49%。碳分子独一无二的特性就是可以形成一个长长的碳链，这个碳链为各种复杂的有机分子(蛋白质、脂质、糖类和核酸等)提供骨架。碳不仅构成生命物质，还构成各种非生命化合物。地球上最大量的碳被固结在岩石圈中，其次是在化石燃料中，仅煤和石油中的含碳量就相当于全球生物含碳量的 50 倍！在生物学上有积极作用的两个碳库是水圈和大气圈(主要以 CO_2 的形式)。植物通过光合作用从大气中摄取碳的速率和通过呼吸作用把碳释放给大气的速率大体相等。二氧化碳是含碳的主要气体，也是碳参与全球循环的主要形式。碳循环的基本路线是从大气圈到植物和动物，再从动植物通向分解者，最后又回到大气圈(图 35.12)。在这个循环路线中，大气圈是碳的储存库(以 CO_2 的形式)，CO_2 在大气中的平均体积分数是 320×10^{-6}。但由于一些地理因素和其他因素影响着植物的光合作用和呼吸作用，所以大气中 CO_2 的含量有着明显的日变化和季节变化。

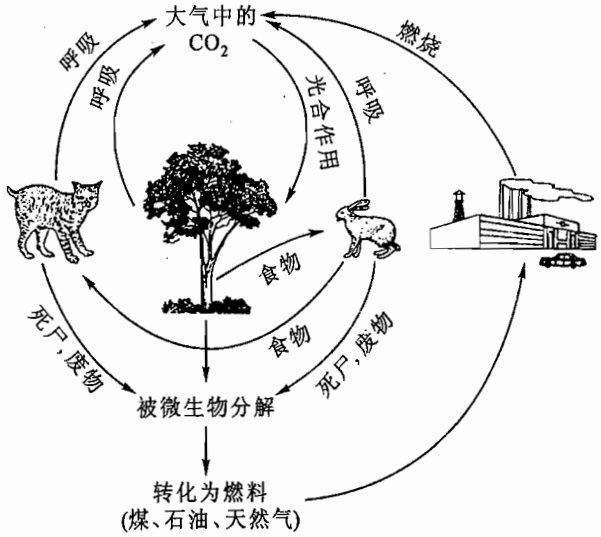


图 35.12 碳在全球陆地生态系统中的循环

除了大气圈以外，碳的另一个储存库是海洋，其含碳量是大气圈含碳量的 50 倍，它对调节大气圈的含碳量起着非常重要的作用。在植物光合作用中被固定的碳主要是通过生物呼吸又以 CO_2 的形式回到了大气圈。此外，非生物的燃烧过程(如煤、石油的燃烧以及森林失火等)也使大气圈中 CO_2 的含量增加。

CO_2 在大气圈和水圈之间的界面上通过扩散作用而互相交换着，如果大气圈中的 CO_2 发生局部短缺就会引起一系列的补偿反应，水圈里溶解态的 CO_2 就会更多地进入大气圈。同样，如果水圈中的碳酸氢根离子(HCO_3^-)在光合作用中被植物耗尽，也可及时从大气圈中得到补充。总之，碳在生态系统中的含量过高或过低，都能通过碳循环的自我调节机制而得到调整并恢复到原来的平衡状态。在大气圈和水圈之间，每年大约要相互交换 1 000 t 的 CO_2。在陆地和大气圈之间，碳的交换大体上也是平衡的。陆地植物的光合作用每年约从大气圈吸收 1.5×10^{10} t 碳，生物死亡后分解约可释放 1.7×10^{10} t 碳。森林是碳的主要吸收者，每年约可吸收 3.6×10^{9} t 碳，相当其他植物吸收碳量的两倍。森林也是地球最主要的生物碳库，约储存着 482×10^{9} t 碳，相当于目前地球大气圈含碳量的 2/3。

由于人类每年约向大气圈排放 2×10^{10} t CO_2，从而

严重干扰了陆地、海洋和大气之间 CO_2 交换的平衡，致使大气圈中 CO_2 的含量每年增加 7.5×10^9 t，这仅是人类排放到大气中 CO_2 的 1/3，其余则被海洋和陆地植物所吸收。

35.3.5 大气中的氮不能直接被植物利用

氮是构成生命蛋白质和核酸的主要元素，因此它与碳、氢、氧一样在生物学上具有非常重要的意义。在各种元素的生物地球化学循环中，氮的循环是最复杂的，其循环功能极为完善（图 35.13）。虽然氮在大气圈中的含量远远高于 CO_2，但氮（N_2）却不能直接被植物利用，生物也从不会以氮气的形式排放氮废物。

据估算，地球无机氮总量为 $1\,673\times10^6$ t，有机氮总量为 $21\,820\,240\times10^6$ t。氮在地球上的分布按其多少排列如下：地壳 $14\,000\,000\times10^6$ t；沉积物 $4\,000\,000\times10^6$ t；大气 $3\,800\,000\times10^6$ t；海水 $20\,000\times10^6$ t；海洋死亡生物 900×10^6 t；陆地死亡生物 760×10^6 t；陆地无机氮 140×10^6 t；海洋无机氮 100×10^6 t；陆地活生物 12×10^6 t；海洋活生物 1×10^6 t。可见，就全球来讲，活生物体内的含氮量是最少的和微不足道的，大约只占全球氮量的 6×10^{-6}。

由于大气成分的 79% 是氮气，所以大气圈是氮最重要的储存地点，也是氮进行交换的主要场所。大气中的氮气只有被固定为无机氮化合物（主要是硝酸盐和氨）才能被植物所利用。虽然有物理化学和生物两种固氮法，但其中以生物固氮法最为重要。据估算全球每年的生物固氮量是 54×10^6 t，约为物化固氮量的 7 倍。此外，人类每年约合成氮肥 30×10^6 t，这也是一个不小的数量。

根瘤菌可把氮气转化为能被植物利用的氨（NH_3），而植物蛋白质中的氮又可直接被吃植物的动物所利用，而动植物死后又可被分解者利用。溶解在水里的氨或铵可以被植物吸收或进一步经过硝化作用形成硝酸根（NO_3^-），然后再被植物的根吸收，硝化作用的化学表达式是：

$$NH_4^+ \rightarrow NO_2^- \rightarrow NO_3^-$$

硝化作用的反过程是反硝化作用（也称脱氮作用），反硝化作用是在无氧条件下由反硝化细菌和真菌完成的，可把硝酸盐等较复杂的含氮化合物转化为 NO、N_2O 和 N_2，其中最重要的终结产物是分子氮（N_2）。这个过程具有重要的生态学意义，氮就是通过这个过程从大气到植物到动物再到微生物，最后又回到了大气圈，从而完成一次循环。从全球范围看，每年通过固氮作用从大气圈拿走的氮是 92×10^6 t（其中生物固氮 54×10^6 t，工业固氮 30×10^6 t，光化学固氮 7.6×10^6 t 和火山活动固氮 0.2×10^6 t）。但是通过反硝化作用每年送还给大气圈的氮只有 83×10^6 t（其中陆地 43×10^6 t，

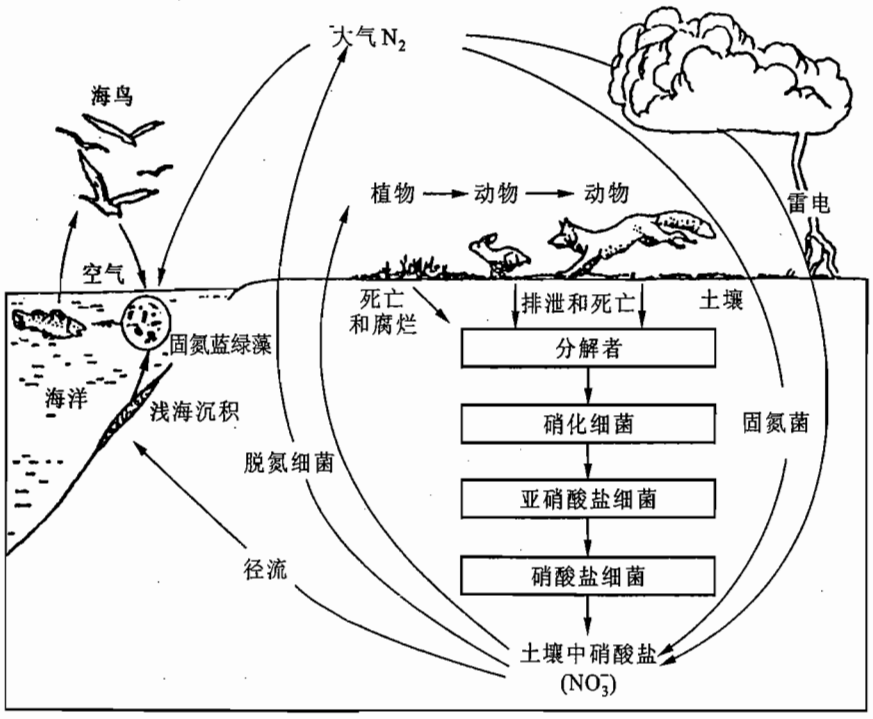


图 35.13 氮的生物地球化学循环（改绘自 Berry，1974）

海洋 40×10^6 t 和沉积层 0.2×10^6 t)。两个过程的差额是 9×10^6 t,这种不平衡主要是由工业固氮量的日益增长引起的,作为化肥使用的这些氮也是造成水体污染的一个主要因素。

氮有很多循环路线,而且每一条路线都受生物或非生物机制所调节,正是因为氮循环有着这么多的自我调节机制和反馈机制,所以才能基本保持全球氮循环的平衡,即固氮过程将能被反硝化过程所抵消。但如果今后工业固氮量增长太快,而反硝化作用的速度又跟不上的话,那么全球氮循环的平衡就可能受到破坏。另外,来自汽车和其他机动车所排放的 NO_2 和其他含氮气体,如果数量急剧增加的话,不仅会干扰全球的氮平衡,而且这些含氮气体也是造成大气污染的主要原因之一,这些污染物对人的呼吸系统和大气臭氧层非常有害。

35.4 人类活动对生物圈的影响

35.4.1 大量排放 CO_2 导致全球变暖

长期以来大气中 CO_2 的浓度是 0.028%,但从工业革命以来,特别是从20世纪以来,主要由于煤、石油和天然气的大量燃烧,致使 CO_2 的全球平衡受了严重干扰。到 1996 年地球大气中 CO_2 的体积分数已从 0.028% 增加到了 0.035%。目前人类每年大约要向大气中排放 2.0×10^{10} t CO_2,其中美国排放量占 23.7%,中国占 13.6%,俄罗斯 7.0%,日本 5.2%,德国4.0%,印度 3.6% 和英国 2.6%。

大气中 CO_2 增加会通过温室效应(图 35.14)影响地球的热平衡,使地球变暖。20 世纪初与 20 世纪 60 年代相比,北半球的平均温度上升了 0.5℃。按目前趋势发展下去,到 2100 年地球温度可能要上升 3 ~ 4℃。地球温度升高首先会使南极的冰盖开始融化,据科学家研究,在过去 40 年间已经有 4.1×10^4 km^3 的冰融化,使地球海平面上升了 13 cm。根据联合国专家推算,海平面只要升高 50 cm 就将使 5 000 万至 1 亿人口受到海潮和水灾的威胁,一些岛屿将会被淹没,热带疾病的传播范围将扩大等。地球变暖还会引起大气环流气团向两极推移,改变全球降雨格局,影响农业生产。

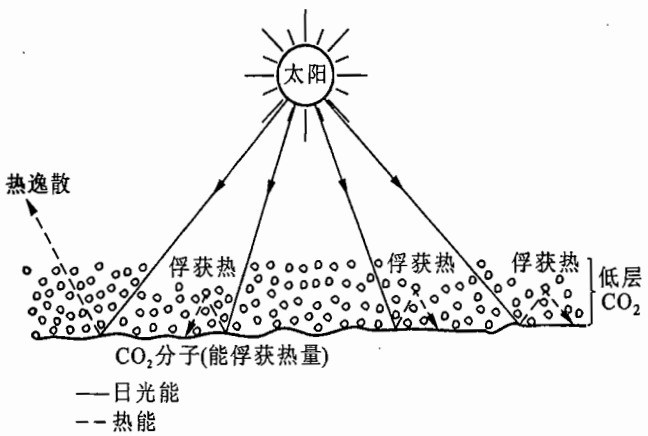


图 35.14 温室效应 CO_2 分子吸收地球的反射热,使地球升温

全球气候变暖对我国也有重要影响,我国气候变化协调组已将这些影响概括为 5 个方面:① 使农业生产能力下降;② 北方干燥地区将会进一步变干;③ 预测 2030 年海平面将会上升约 20 cm,我国沿海盐场和养殖场将基本被淹没或破坏;④ 有些树种的分布区将发生变化,产量也会下降;⑤ 永冻土将会融化造成广大区域内冻土公路、铁路和民用建筑的破坏。

为了切实减少 CO_2 的排放量和保护全球环境,联合国于 1997 年 12 月在日本京都召开了全球变暖大会并达成了具有法律约束力的《京都议定书》,规定了对 38 个主要工业发达国家 CO_2 排放量的削减量,其中英、法、德、意等 26 国削减 8%;美国削减 7%;加、匈、日和波兰 6%;克罗地亚 5% 等,这些削减必须在 2006—2010 年之间达到。2002 年 9 月 3 日朱镕基总理正式宣布我国已核准《京都议定书》,受到各国的普遍欢迎。只要各国为了全人类的整体利益而实行真诚的国际合作,抑制全球变暖的趋势是完全能够做到的,京都会议的成功就说明了这一点。

35.4.2 臭氧减少是潜在的全球性生态灾难

在距地球表面 15 ~ 20 km 处的平流层中,臭氧(O_3)的含量非常丰富,它有选择地吸收对人体和生物有致癌和杀伤作用的紫外线、X 射线和 γ 射线,从而保护着人类和其他生物免受短波辐射的伤害。

最近 30 多年的研究表明,人类的活动正在干扰和破坏着大气圈上层臭氧的自然平衡,使臭氧的分解过程大于生成过程,从而正在造成一种潜在的全球性环境危机。目前人类正在使用一类危险的化合物氟利昂($CFCl_3$ 和 CF_2Cl_2),它们被广泛用于各种喷雾器的雾化剂、除臭剂和制冷剂。这些化合物很稳定、不活泼也

不易分解,但大量氟利昂逸散之后最终将会到达大气圈上层并在强紫外线的照射下通过化学反应使臭氧量减少。

1985 年人类首次发现南极上空出现臭氧层空洞,1978—1987 年国际臭氧趋势观察小组曾坚持长达 10 年的高空飞行观察,在此期间南纬 39°~60°臭氧层减少了 5%~10%,北纬 40°~64°减少了 1.2%~1.4%,我国华南地区减少了 3.1%,东北地区减少了 3.0%。如果按这一减少趋势计算,到 2075 年时臭氧将比 1985 年减少 40%,那时全球皮肤癌患者将达 1.5 亿,农作物产量将减少 7.5%,水产品损失 25%,人体免疫功能将明显减退。据研究,平流层中的臭氧每减少 1%,到达地球表面的紫外线辐射强度就会增加 2%,这必将会导致人类皮肤癌患者数量的增加,如果失去了臭氧层屏障的保护,那对地球上生物界和人类来说都是灾难性的。

针对臭氧层中臭氧浓度日趋下降的严酷现实,国际上开展了一系列的活动并采取了许多对应措施:1977 年通过了《保护臭氧层行动世界计划》并成立了国际臭氧层协调委员会,1985 年通过《保护臭氧层国际公约》,明确了保护臭氧层的原则;1989 年又通过了《消耗臭氧层物质的蒙特利尔议定书》,对氟利昂的生产和消费作了限制性规定;1990 年缔约国通过了《蒙特利尔议定书》修正案,规定 2000 年 1 月 1 日全部淘汰 SFCs。此后又召开过多次国际会议,包括 1999 年在北京举行的一次会议,加快了限制破坏臭氧层的进程。我们相信:只有在国际组织的协调和各国的共同努力下才能解决好像臭氧层破坏这样关系到全球生物命运和整个人类生存发展的大问题。

35.4.3 全球各地普降酸雨

酸雨(acid rain)是燃烧煤、石油和天然气所产生的 SO_2 和 NO 与大气中的水结合而形成的产物,酸雨中所含的酸主要是硫酸和硝酸,这些悬浮在大气中直径只有 1 μm 的硫酸和硝酸微粒随着雨雪回降到地面就是酸雨。正常雨水的 pH 一般都在 6 左右,不会低于 5.6,而目前有些地区雨水的酸度已下降到了 pH 2~5,酸雨有时竟比番茄汁和柠檬汁还要酸,甚至和醋一样酸。

酸雨最早发现在北欧,现在世界各地已普遍下酸雨,我国下酸雨的频率和酸度自北向南逐渐加重,有的地区酸雨出现频率高达 80% 以上。酸雨不仅能杀死水生生物、破坏水体生态平衡,而且还能伤害陆地植物、农作物和各种树木,破坏土壤肥力,使树木生长缓慢并易感病害,同时还能腐蚀金属、建筑物和历史古迹,酸雨中含有的少量重金属对人体健康也会带来不利影响。

据联合国环境规划署估计,全球每年排放的 SO_2 为 1.51×10^9 t,20 世纪 70 年代的 10 年间,SO_2 的排放量平均每年增长 5%,10 年共增长了 40%~50%。随着工业的发展,人类将会燃烧更多的煤和石油,因此今后酸雨对环境的污染和对人类的威胁也将越来越大。防治酸雨最有效的办法是限制 SO_2 和 NO 的排放量,或者从燃料中把这些物质去掉。不过即使能够做到这一点,仍然需要很多年才能使已经失去了平衡的环境恢复到原来的状态。从 1872 年第一次发现酸雨到现在,人类为自己制造的酸雨曾付出了巨大的代价而且今后还会付出更大的代价。

35.4.4 江河湖海受到普遍污染

被人类排放到水体中的污染物包括以下 8 类:即家庭污水,微生物病原菌,化学肥料,杀虫剂、除草剂和洗涤剂,其他矿物质和化学品,水土流失的冲积物,放射性物质和来自电厂的废热等。其中每一种都会带来不同的污染,使越来越多的江河湖海变质,使饮用水的质量越来越差。单化肥一项就常常造成水体富营养化,使很多湖泊变成了没有任何生物的死潭。

地球上一些著名的大河,如泰晤士河、密西西比河、莱茵河和我国的长江、黄河都曾受到过严重污染,虽然经过治理情况已有很大改善,但全球河流受到普遍污染的现状仍未根本改变。海洋污染也举世瞩目,日益增多的海运事故和石油从钻井、港口和油轮漏入大海,已对海洋生态系统构成了严重威胁,这种污染对海洋生物带来的灾难是难以估计的。

由于水体污染造成了极严重的后果,所以很多国家已采取措施对江河湖海进行保护和治理,如严格控制污染源,发展生产工艺无害化、工业用水封闭化,采用无水造纸法、无水印染法和建立污水处理厂等。由于采取了这些措施,所以就全球来讲,部分地区的水质已经开始恢复,一度绝迹的生物又重新出现,有的地区甚至已变成了风景宜人的旅游区。这说明只要认真治理,水污染问题也是可以解决的,虽然目前距离这一目标还很遥远。

35.4.5 物种灭绝速度加快和生物多样性下降

人类活动曾造成大量野生生物的灭绝。旅鸽一度是地球上数量最多的鸟类,19 世纪初其数量曾多达 50 亿只,但到 1900 年野生旅鸽就已完全绝迹了,最后一只旅鸽也于 1914 年 9 月 1 日死于辛辛那提动物园。大海雀曾广泛栖息在从纽芬兰至斯堪的那维亚一带的大西洋岛屿上,人们为了获取它的肉和油脂曾无情地持续狩猎达 300 年之久,最后终于在 1844 年将大海雀全部杀光。19 世纪末在北美大草原生活着 6000 多万头美洲野牛,人们为了猎取牛皮而大量猎杀,最后一头野牛于 1889 年在科拉罗多被射杀。1741 年首次在白令海海峡发现的大海牛是世界上体型最大的海牛,但是只经过了二十几年的掠夺性屠杀,到了 1768 年就被人类全部捕尽杀绝了。我国特产动物麋鹿(四不像)、首先在我国发现的野马以及欧洲野牛和黇鹿都遭到了和美洲野牛同样的厄运,野马自从 1947 年捉到最后一匹就再也没有人看到过野生的野马了。全世界已知的 9 个老虎亚种中,已经有 3 个亚种从地球上消失,3 个亚种(东北虎、华南虎和黑海虎)濒临灭绝,其他 3 个亚种也有灭绝的危险。其他一些大型猫科动物如云豹、雪豹、猎豹、美洲豹和豹猫,都因为人们需要它们的皮张而被大量猎杀,云豹在我国已十分少见,台湾最后一次捕杀云豹的记录是在 1972 年,此后在台湾就再也没有人看到过这种美丽的动物了。人类每年大约要捕杀 2 万头鲸,世界最大的动物蓝鲸在 20 世纪 30 年代还有大约 4 万头,而现在已经不到 1 000 头了,除蓝鲸外还有 7 种鲸也面临灭绝的危险(图 35.15)。“救救鲸鱼!”的呼声虽然已响彻全球,但某些捕鲸大国仍未停止捕鲸。

据国际资源和自然保护联合会的资料,自 1850 年以来,人类已经使 75 种鸟类和哺乳动物绝了种,并使 359 种鸟类、297 种哺乳动物、190 种两栖爬行动物和 80 种鱼类面临绝种的危险。实际上已经灭绝和濒临灭绝的无脊椎动物和植物的数量要比脊椎动物多得多,单是被子植物就有大约 25 000 种正处于濒危状态,约占被子植物总数的 10%。

包括生态系统多样性、物种多样性和遗传多样性在内的全球生物多样性的下降是目前人类所面临的又一全球性环境问题。现代生态学告诉我们,野生生物对人类的价值远不止从它们身上拿取的那些东西如食物、衣料、药品、工业原料、遗传素材和实验材料等。野生生物在科学、美学和实用方面的近期和长远价值,以及它们对保持生态平衡和生态系统稳定性所起的重要作用,还远未被我们充分认识。

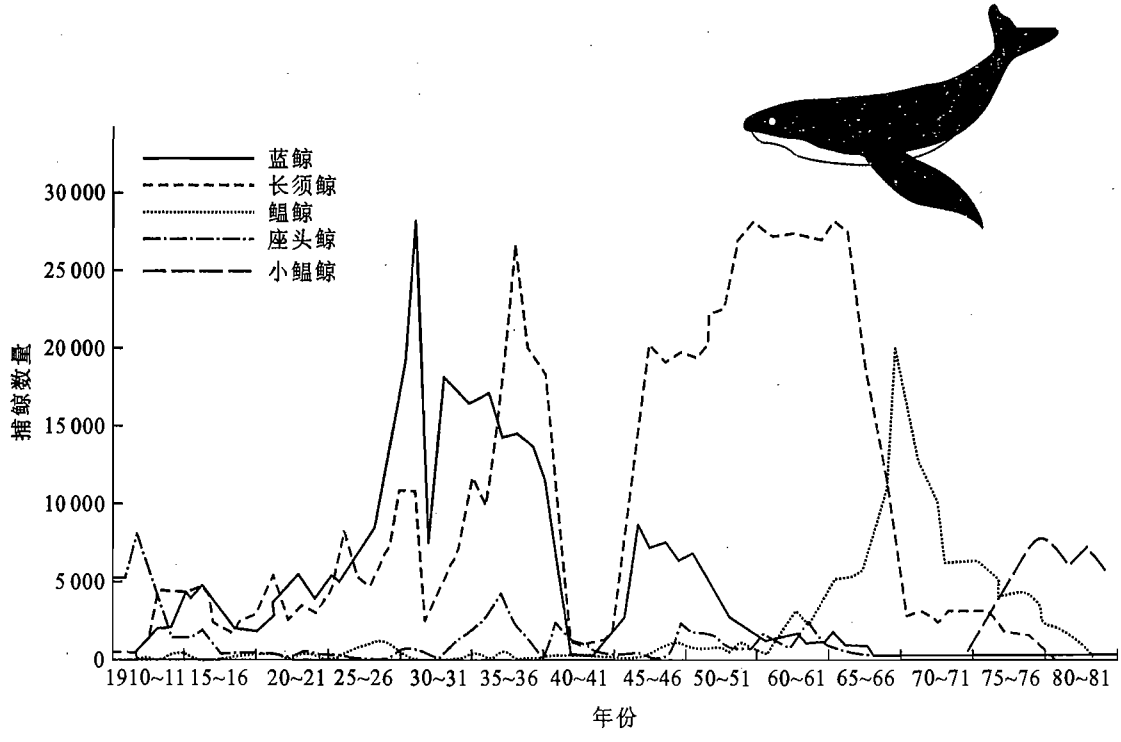


图 35.15 1910—1977 年南半球的捕鲸记录(引自 Allen,1980)

现在我们既不能预测人类将来需要哪些生物，也不能预测哪些生物将为我们提供新的药物、新的原料和新的食物来源。但是我们知道，作物和家畜品种很少是永恒不变的。因此，人类得不断利用野生生物的遗传性对它们加以改良。每一种野生生物都是一个独一无二的基因库，其特性决不会同其他任何生物重复。一种现在认为是毫无用处的物种，将来很可能会出人意料地成为极有利用价值的生物。因此，保持野生生物的多样性为人类提供了广泛的选择余地，以应付未来世界的变化。

大自然的美景和多姿多彩的野生生物给人类增添了极大的美感和乐趣，并已成为世界旅游业最吸引人的内容之一，也是各国人民的一种娱乐和旅游资源，当前以野生生物为基础的旅游业是很多国家的主要外汇收入之一，而且随着人类文明的发展，野生生物的美学价值也会越来越大。对待野生生物的态度已经成为衡量一个国家和民族文化水平和精神文明的一个重要标志。

思考题

1. 什么是生态系统，生态系统包括哪些成分？
2. 生态系统中的生产者、消费者和分解者各有什么功能？
3. 陆地生态系统和海洋生态系统的食物链有何异同？
4. 什么是营养级和生态金字塔？生态金字塔有哪 3 种类型？
5. 为什么说初级生产量是生态系统的基石？
6. 什么是次级生产量和生物量，各用什么单位表示？
7. 能量流动有什么特点？从中能得到什么启示？
8. 物质循环分哪几种类型？它们各有什么特点？
9. 为什么说碳的全球循环对生命至关重要？
10. 为什么说 CO_2 和其他温室气体的排放导致了全球气候变暖？
11. 全球气候变暖已经带来和将会带来什么严重的生态后果？人类应当如何应对？
12. 造成生物多样性下降的原因是什么？生物多样性下降对人类有什么影响？
13. 先绘出一幅生态系统及其中主要成分的框图，再用线条和箭头表示出能量流动和物质循环的路线、方向和归宿。
14. 人类活动对生物圈产生了什么影响？

36 动物的行为

36.1 本能行为和学习行为
36.2 动物行为的生理和遗传基础
36.3 动物的防御行为和生殖行为
36.4 动物的社群生活与通讯
36.5 利他行为和行为节律

洛伦茨和跟随他的小鸭——小鸭的印记行为(引自 Farland,1985)

由于人类始终都和自然界的动物处于激烈竞争和密切依存的关系之中,所以从远古时代到现代人类都对动物的行为怀着极为浓厚的兴趣。早期人类的生活与大型狩猎动物是密切联系在一起的,而昆虫和啮齿动物对现代人类的生存则更重要,因为这些动物是人类食物的强大竞争者,而且还能传播很多危险的疾病。据记载,人类死于鼠类传播疾病的人数大大多于在历次战争中死亡的人数。另一方面,全世界因鼠害而损失的粮食相当于粮食总产量的5%,这些粮食足可养活两三亿人口。人类要想控制啮齿动物和其他害虫的危害,必须从了解它们的生活习性和行为规律入手,对它们的行为特点了解得越清楚越全面,就越有希望找到有效的防治措施。

研究动物的行为不仅为有害动物的防治奠定了科学基础,而且也为各种有益动物的利用和珍稀濒危动物的保护提供了广阔前景,这些工作无一不是建立在动物行为研究基础之上的,根据对蜜蜂和熊蜂学习行为的研究,目前已能训练蜜蜂为人们所指定的作物和果树授粉,从而大大提高了这些有益昆虫的利用范围和经济作物的产量。目前人类已将动物行为的研究成果广泛应用于农业、畜牧业、林业、养殖业和医学卫生部门。此外,研究动物的行为也有利于促进仿生学、生理学、遗传学、进化论、分类学和生态学的发展,具有十分重要的意义。

36.1 本能行为和学习行为

36.1.1 行为没有普遍适用的定义

要给行为(behaviour)下一个普遍适用的定义是不可能的,因为行为一词在不同科学领域有不同的涵义,即使是在生物学领域,行为一词也广泛应用于不同的研究层次上,但在动物行为学(ethology)中,行为可定义为动物在个体层次上对外界环境的变化和内在生理的变化所作出的整体性反应并具有一定的生物学意义。也有人把行为定义为动物所做的有利于眼前自身存活和长远基因存活的任何事情,如动物跑、跳、飞翔、游泳等各种形式的运动,鸣叫发声,面部表情和身体的姿态,个体间的相互通讯和能引起其他个体行为发生变化的所有外表可识别的变化,如体色的改变和气味的释放等。因此,行为并不局限于是一种运动形式。一只看上去完全不动的雄羚羊屹立在山巅,这是一种炫耀行为,显示它是一个特定领域的占有者;一只蜥蜴在清晨的阳光下静伏不动,实际上它是在从阳光中吸收和积蓄热量,这是变温动物的热调节行为。

动物只有借助于行为才能适应外界多变的环境,以最有利的方式完成各种生命活动,以便最大限度地确保个体的存活和生命的延续。动物的行为也和动物的形态和生理一样,不仅同时受到遗传和环境两方面的影响,而且也是在长期进化过程中通过自然选择形成的,因而同样具有物种的特异性和适应性。有时,在形态上难以区分的两个物种,却可通过不同的行为型加以区别,例如,在鸠鸽类鸟类中,目前还没有一个共同的形态特征把它们联系在一起,但它们的饮水方式却与其他所有鸟类不同,这无疑是从行为方面揭示了这一类群的共同起源。

动物行为学是研究动物行为的生物学,或者说动物行为学是以自然科学的方法研究动物行为的科学。值得注意的是,动物行为学与行为科学(behavioural science)是截然不同的学科,前者属于自然科学范畴,而后者属于社会科学范畴。

36.1.2 动物依靠本能行为和学习行为适应环境

达尔文给本能(instinct)行为所下的定义是可遗传的复杂反射,是神经系统对外界刺激所作出的先天的正确反应,这种反应已构成整个动物遗传结构的一部分。本能行为同动物的其他特征一样是通过自然选择而进化来的,是在长期进化过程中形成的。本能对于那些寿命短和缺乏亲代抚育的动物来说具有明显的适应意义,当春天一只雌性细腰蜂从地下羽化出来的时候,它的双亲早在前一年的夏天就死去了,它必须同一只雄性细腰蜂交尾,然后开始在地下挖洞建筑巢室并完成其他一系列的工作:外出狩猎、把猎物麻醉后带回巢室、产卵和封堵洞口(图 36.1)。所有这些工作都必须在短短的几周内完成,然后它便死去。从挖洞开始的这一系列工作都是先天的本能行为,不需要学习。

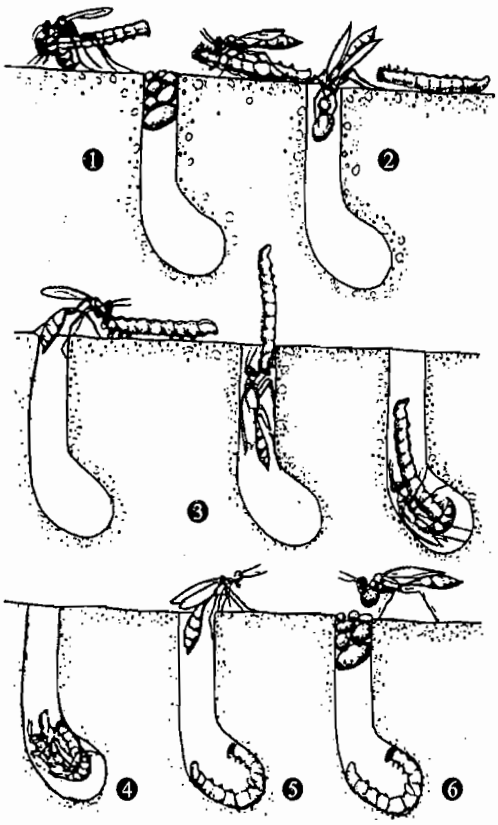


图 36.1 细腰蜂挖洞、狩猎、麻醉、产卵和封堵洞口等一系列工作都是本能行为,无须学习 ① 将猎物带到洞口。② 搬开堵塞洞口的小石子。③ 将猎物拖入洞内。④ 将猎物麻醉。⑤ 离开洞口。⑥ 再用小石子封堵洞口(引自 Atkins,1980)

与细腰蜂相反,食肉兽出生后必须靠母兽抚育(保护和喂食)相当长的时间才能到处行走,此后它便开始吃双亲带回的猎物并与同伴玩耍嬉戏,并经常观察成年兽的各种动作和捕食行为。当它发育到 6 个月(指狮子)的时候才开始独立地猎食小的猎物,但直到两年以后才完全长大。它的行为(特别是猎食方法和

策略)在它漫长的一生中是根据具体情况而变化的,因此学习对这些动物非常重要。学习是动物借助于个体生活经历和经验使自身的行为发生适应性变化的过程。一般说来,动物的行为如果在特定的刺激场合下发生了变化(与以前在同一刺激场合下的行为表现不同),就可以认为是一种学习,如食虫鸟第一次吃了一种有毒的昆虫以后就不再去吃。本能行为是在进化过程中形成的,而学习行为是在个体发育过程中获得的。

任何动物都有自己的本能行为,也有一定的学习能力。通常动物越低等则本能行为越发达。细腰蜂在短短的一生中虽然主要是依赖本能行为,但也必须学习很多东西,如必须学会辨认每一个洞口的位置,以便狩猎后能准确无误地把为后代准备的猎物带回家(图36.2)。另一方面,食肉兽虽然主要依靠学习行为适应环境,但它们从小就具有一定的捕食倾向,这种倾向肯定是一种本能。又如雄鸟婉转的鸣叫一方面是以先天的本能为基础,一方面也需要听其他雄鸟歌唱和自己不断地学唱。但是,所有鸟类的报警鸣叫以及对报警鸣叫所作出的反应都是先天的和本能的,如果这种反应必须通过学习才能获得,那么动物很可能就会在学习过程中丧命。

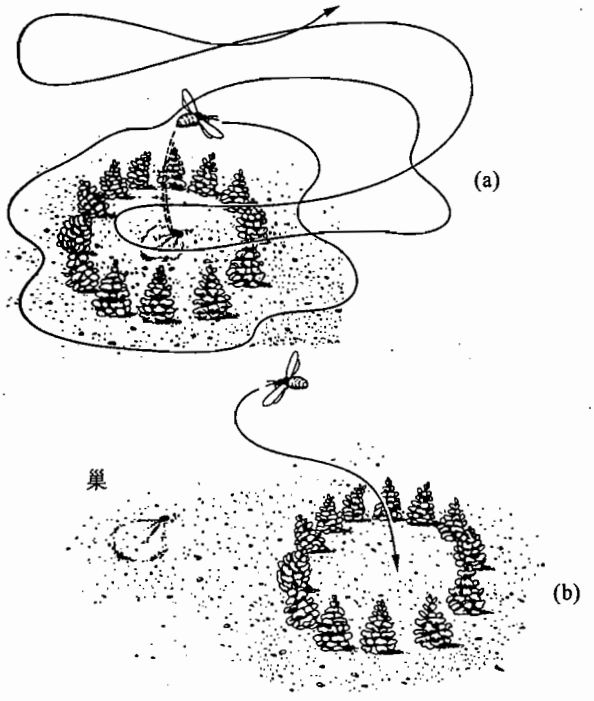


图36.2 细腰蜂靠学习行为辨认自己的洞口 (a)细腰蜂飞出洞口盘旋几圈辨认自己的洞口后飞走。(b)将围绕洞口的位标(松果)移到新的位置,返回的细腰蜂直飞松果标志的中心(转引自 Alcock,1993)

学习的好处是使动物对环境的变化有较大的应变能力,这对于长寿物种比对于寿命只有几周的昆虫更重要。此外,身体大小与学习能力也有关系,因为高度发达的学习能力需要有相应的脑量作基础,而小动物的脑量不可能很大。另一方面,自然选择的作用也可能使同等大小的动物具有很不相同的学习能力,以适应它们各自不同的生活方式,例如,膜翅目昆虫和双翅目昆虫的大小和寿命都差不多,但膜翅目昆虫除了具有很丰富的本能行为以外,还具有极强的学习能力。蜜蜂在短短3周的采食期就能学会辨认巢箱的方法、熟悉各种蜜源植物的空间配置,它们在一天中经常变换采食地点,好像它们知道每一种花朵都在一天的什么时刻产蜜量最大。双翅目昆虫则完全不同,虽然它们也表现出一定程度的学习能力如习惯化(habituation),但它们适应环境主要是依靠对食物、隐蔽场所和异性的遗传反应。

36.1.3 本能行为包括动性、趋性和固定行为型

动性(kineses)是动物对某种刺激所作出的一种随机的和无定向的运动反应,其反应强度随诱发刺激强度的变化而变化,结果是导致身体长轴没有特定的指向。动性虽然是一种随机的和无定向的运动反应,但动性的最终效果是使动物趋向于有利刺激源和避开不利刺激源(图36.3)。动性在昆虫和无脊椎动物中最为常见。

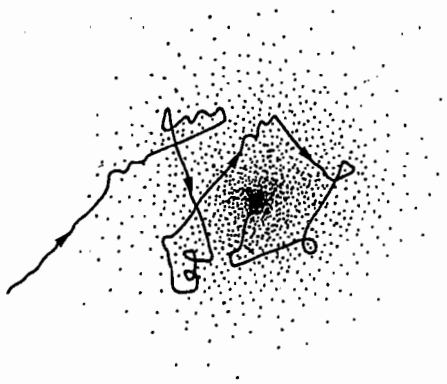


图36.3 在一种化学物质气味的刺激下,一只昆虫动性的运动轨迹(引自 Wigglesworth,1964)

趋性(taxis)是动物接近或离开一个刺激源的定向运动。定向是沿着动物身体的长轴直接指向刺激源的方向。最常见的趋性有趋光性(phototaxis)、趋地性

(geotaxis)、趋湿性(hydrotaxis)、趋触性(thigmotaxis)和趋流性(amenotaxis 指气流,rheotaxis 指水流)等。趋性的机制是靠身体两侧的感觉器官把同等量的刺激强度传到中枢神经,如果右侧眼所接受的光刺激强于左侧眼,动物身体就会向右侧偏转,直到使两侧眼所接受的光强度保持平衡。在实验中,把一只具有正趋光性的甲虫放在一个圆盘中,圆盘前方有一个光源,在这种情况下,甲虫很快就会朝光源直线爬去,当圆盘缓缓沿顺时针方向转动时,甲虫的身体就会连续向左作补偿性转动(图 36.4)。如果使甲虫的一只眼致盲,甲虫就会连续朝光源方向转动,直到使视觉正常的那只眼看不到光为止,若光源来自上方,甲虫就会不停地朝正常眼方向转动。

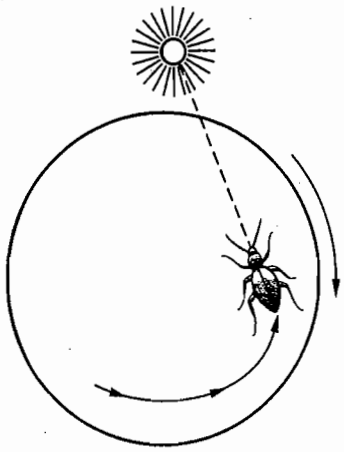


图 36.4 甲虫的趋光性机制实验(引自 Atkins,1980)

固定行为型(fixed action pattern)是按一定时空顺序进行的肌肉收缩活动,表现为一定的动作并能达到某种生物学目的。由于固定行为型是一种刻板不变的动作形式,所以每一个物种都有自己所特有的固定行为型,它是一种先天的本能行为,例如灰雁回收蛋的行为就是一种典型的固定行为型,当蛋从浅盘状的巢中滚出巢外时,灰雁就会本能地伸长脖颈,把下颏压在蛋上,然后把蛋拉回(图 36.5)。固定行为型在诸如求偶、筑巢、取食和清洁身体等行为中最为常见。织巢鸟可以用树枝树叶编织成一个非常复杂和精致的鸟巢,它所依赖的就是那么几个固定行为型动作,生来就会,不用学习,它们像机器一样反复动作就能制造出令人惊叹和无与伦比的产品来。蜜蜂用蜡筑造蜂房和蜘蛛织网也靠的是固定行为型,甚至青蛙伸舌捕飞虫也是一种固定行为型,但这种固定行为型要以趋性行为为先导,即青蛙发现飞虫后,首先要调整自己的位置,使身体的主轴对准飞虫,然后才能伸出舌头将飞虫捕回口中。

36.1.4 习惯化和印记是比较简单的学习类型

习惯化(habituation)是动物界最常见最简单的一种学习类型,所谓习惯化就是当刺激连续或重复发生时会引起动物反应的持久性衰减,就广义来说,习惯化就是动物学会对特定的刺激不发生反应,例如,一只鸟必须学会当风摇动树叶时不飞走;当敲打玻璃杯时,生活在水杯中的水螅会马上缩回它的触手,身体也迅速缩短,但敲打几次以后,它的反应就会减慢,并可能不再发生反应;鸟类起初会被安放在田间的稻草人吓跑,但久而久之它们就不再害怕了,甚至会停在稻草人的手臂上自鸣得意地梳理它们的羽毛。习惯化的适应意义是很容易理解的,如果一个动物对某些无害的刺激总是重复地作出反应,那就会浪费很多时间和能量,从而减少它花在其他重要活动上的时间,如取食、求偶、喂幼等。

印记(imprinting)与一般的学习类型不同,它只发生在个体发育早期的一个特定阶段。早在 1872—1875 年期间,D. A. Spalding(1840—1877)就对印记进行过广泛的研究并发表了 6 篇论文,专门研究家鸡的孵化和雏鸡出壳后最初几天的行为,他发现刚出壳 2~3 天的小鸡就会跟着任何一个移动的物体走并对这一物体产生依恋性。他的工作一度被人们遗忘,直到 1954 年,霍尔丹(J. B. S. Haldane)才发现并重新发表了他的论文。

图 36.5 灰雁回收蛋的固定行为型程序(引自 Lorenz 等,1938)

后来,Heinroth 又研究了初孵小鹅的行为,当小鹅先与人接触后再送回到它父母身边时,小鹅就不会把父母当成自己的双亲,总是从家庭中跑出来追逐和依附于当初与它接触过的人。为了成功地把小鹅送回它的家庭就必须把它从孵化箱取出后马上装在一个袋子里使它看不见人。洛伦茨(K. Z. Lorenz,1903—1989)继承了他的老师 Heinroth 的工作,除小鹅外,还研究了绿头鸭、鸽子、寒鸦和很多其他鸟类的印记行为,他发现,出生后便与父母隔离的小鸭或小鹅不仅会跟着人走,也会跟着一个粗糙的模型鸭,甚至跟着一个移动的纸盒子走(图 36.6)。绿头鸭在孵出的第 10 ~ 15 h 最容易形成对一个移动物体的依附性,形成后的前两个月幼鸭一直跟随这一物体,以后依附性逐渐减弱,这 10 ~ 15 h 就是印记学习的敏感期。

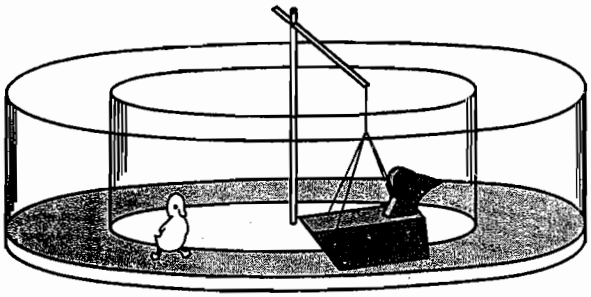


图 36.6 小鸭的印记行为——跟随反应(引自 Immelmann,1980)

每个物种都有自己印记学习的敏感期。动物早期的印记学习对于长大后的社会行为和性行为都具有长期影响。洛伦茨曾观察到对人产生了印记的鸟长大后不仅会向人的手指求偶,而且还试图与人的手指交配(图 36.7)。如果一只白色品种的鸽是被一对黑色品种的鸽养大的,那么它长大后所选择的配偶往往是黑色鸽,而不是与其属于同一品种的白色鸽。类似的交叉养育试验还在亲缘关系很近,但又

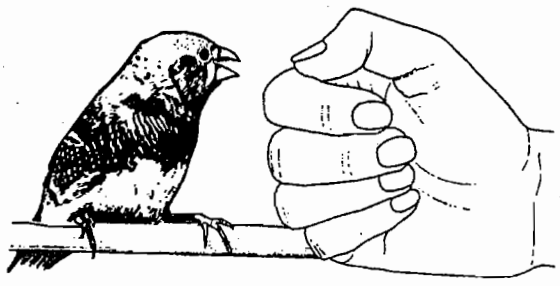


图 36.7 被人亲手养大的斑马雀正在向人的手指求偶(引自 Immelmann,1980)

属不同种类的鸟类之间进行过,如鸭与鹅、鸽与斑鸠、原鸡和家鸡、家麻雀和树麻雀、银鸥和黑背鸥等,其结果都很相似,即早期印记学习能影响未来的配偶选择,印记学习的重要生物学功能就是动物能够准确可靠地辨别自己的双亲和本种其他成员,并保证求偶交配是在本种个体之间进行和确保双亲所抚养的后代是自己的而不是别人的,这对每一个物种都是至关重要的。

36.1.5 联想性学习包括经典条件反射和操作式条件反射

经典条件反射(classical conditioning reflex)是巴甫洛夫首先发现的,他在给狗喂食之前先让狗听到铃声,食物与铃声多次结合之后,狗就把食物和铃声联系了起来,此后虽然不喂食物,但狗一听到铃声就分泌唾液,条件反射就这样形成了。其中食物是无条件刺激,铃声是条件刺激。在条件反射建立的过程中,无条件刺激是必不可少的,它的作用是强化条件反应。如果没有无条件刺激不断给予强化,已建立的条件反射就会逐渐消失。条件反射的建立常常是靠把一个无关刺激与一种报偿(如食物)结合在一起,这是一种强化作用。但如果使一个刺激与一个痛苦的或不愉快的事件相结合,那也是一种强化作用,例如,当把某种声音同电击狗的左爪垫联系起来,此后即使没有电击,狗一听到声音也会把左脚抬起来;在自然界,鸟类在吃过一两次味道不好的有毒昆虫之后,它就能够学会不再取食这种昆虫。条件反射有利于动物生存的事例是很多的。

操作式条件反射(operant conditioning reflex)与经典条件反射的主要区别是在操作式条件反射的建立过程中,总是先有刺激,后作出反应,最后才得到报偿。

操作式条件反射建立的基本过程是让动物依据某一信号必须做一件事才能得到报偿。例如,训练动物在听到蜂音器发出声响时去压杆,起初,一只饥饿的动物是随机运动的,也许当蜂音器发出声响的时候它刚巧压了一次杆,此时食物便立刻出现(得到报偿),以后,食物的出现每次都是在这一特定场合下(图 36.8)。这一情况有助于增加这一特定场合出现的概率,直到最后建立起来一个可靠的刺激—反应链。行为学家常常利用操作式条件反射训练动物学会各种技能(图 36.9),其基本原理都是让动物按特定指令(外

界刺激)完成一定的动作,然后给予报偿。图中鸽子打乒乓球的动力是谁把球推送到对方乒乓球台的底线处,谁就能自动获得食物报偿。

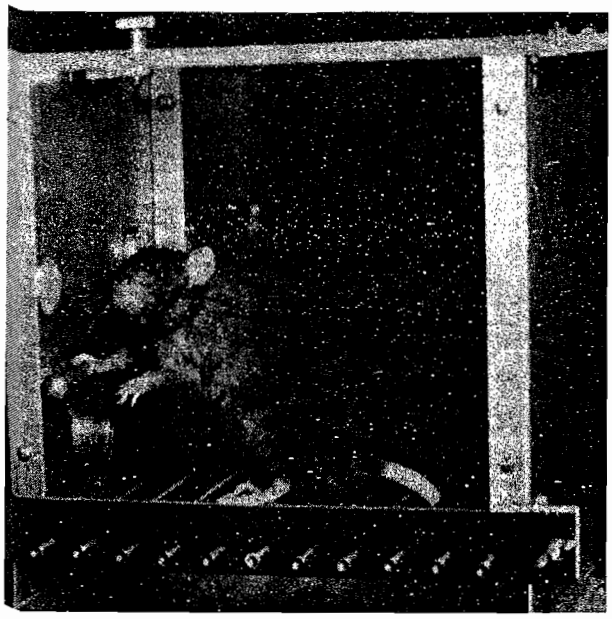
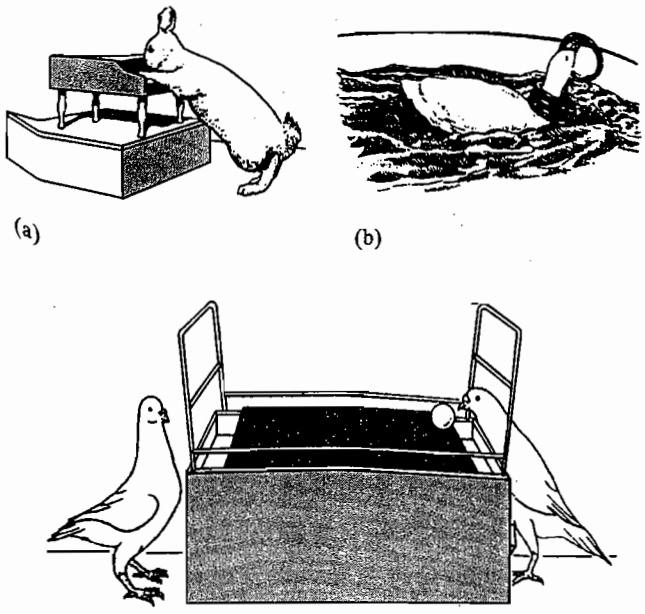


图 36.8 斯金纳(Skinner)操作式条件反射箱 箱内有杠杆、食槽、灯光等设置(Skinner 实验室供图,转引自 Vessey,1992)



(a) (b) (c)

图 36.9 利用操作式条件反射训练动物学会各种技能 (a) 小兔弹钢琴。兔子在弹过几次琴键后才获得报偿。(b) 鸭子往自己脖颈上套几个圈后才获得报偿。(c) 鸽子打乒乓球(a、b 引自 Mc Farland,1985;c 引自 Alcock,1984)

36.1.6 顿悟是一种最高级的学习形式

顿悟学习(insight learning)是动物利用已有经验解决当前问题的能力,包括了解问题、思考问题和解决问题,最简单的顿悟学习是绕路问题,即在动物和食物之间设一道屏障,动物只有先远离食物绕过屏障后才能接近食物,图 36.10 是避役和松鼠的绕路取食行为。章鱼不能解决这个问题,鱼类和鸟类经过多次尝试才能获得成功,哺乳动物(如松鼠、大鼠和浣熊等)能很快学会解决这个问题。

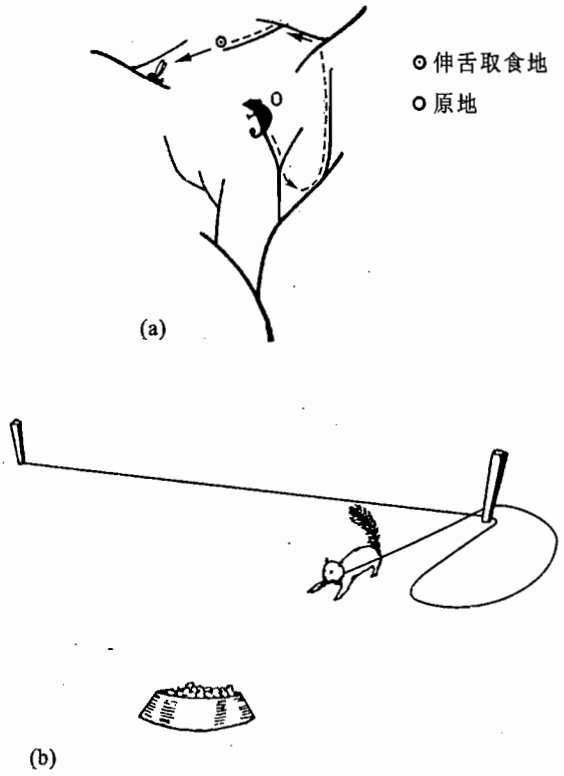


图 36.10 避役(a)和松鼠(b)的绕路取食(最简单的顿悟学习)(引自 Von Frisch,1962)

黑猩猩是除人类以外顿悟学习能力最强的动物,关于黑猩猩顿悟学习能力的研究最早是在 20 世纪 20 年代由 W. Kohler 完成的,他把香蕉等食物放到黑猩猩够不着的地方,如吊在天花板上或放在笼外稍远的地方,同时为它提供一系列的物件如棍、空心管和大小木箱等。棍和空心管可套接成更长的杆,而大小木箱可叠置起来增高站位,只要黑猩猩能够合理地利用这些物件将它们进行适当的组合,它就能得到它所喜食的食物。观察结果证实,黑猩猩确实能够像人们想象的那样利用这些物件达到它们

取食的目的(图36.11)。在后来越来越复杂的实验中更进一步证实了黑猩猩有着极强的顿悟学习能力,甚至在解决某些难题方面,已与人的能力相接近。

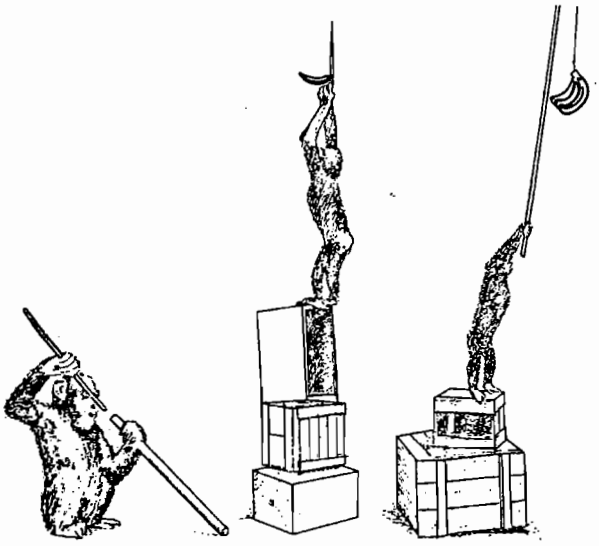


图 36.11 黑猩猩的顿悟学习能力(引自 Köhler,1921)

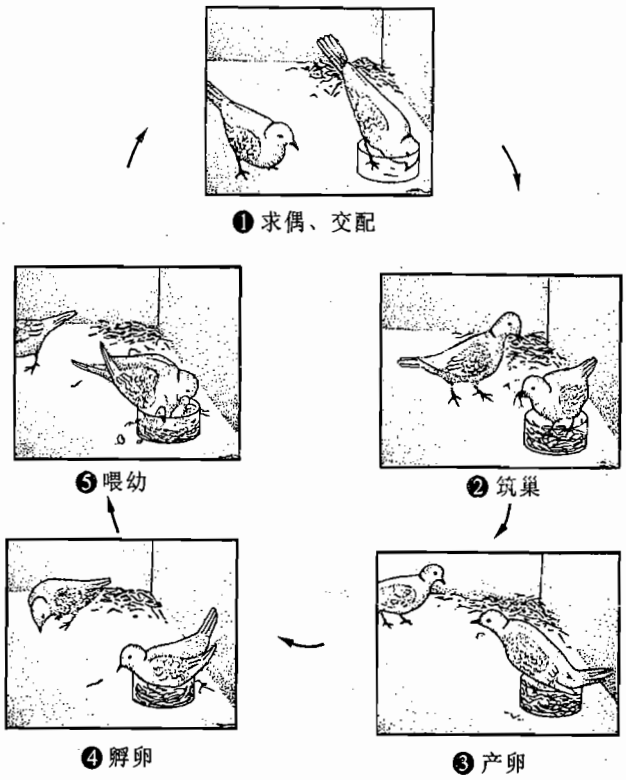


图 36.12 环鸽的生殖周期(引自 Drickamer,2002)

36.2 动物行为的生理和遗传基础

36.2.1 激素对行为有激活效应

激素对动物行为有明显的激活效应并常常涉及行为、激素和环境三者之间的复杂相互作用,可以用环鸽的生殖行为说明这一问题。图 36.12 是环鸽的一个完整的生殖周期,只要把雄鸽和雌鸽放在一起,雄鸽很快便开始向雌鸽求偶,但被阉割的雄鸽没有求偶表现,这说明雄激素对这一生殖程序的开始是不可少的。雄鸽的求偶行为可刺激雌鸽的脑下垂体释放促卵泡激素(FSH),而 FSH 可促使卵巢中的滤泡发育,滤泡可分泌雌激素,使环鸽在 1 ~ 2 天内便可开始筑巢。此时雌、雄鸽进行交配和继续筑巢。巢的存在本身可刺激雌、雄鸽产生和分泌孕激素,孕激素的功能之一就是促使雌、雄鸽的孵卵行为。产卵则是由雌鸽脑下垂体分泌的黄体生成素(LH)所激活的。在雄鸽体内孕激素与雄激素的作用刚好相反,它可抑制求偶行为和攻击行为,并代之以孵卵行为。

由孕激素的分泌所维持的孵卵行为可持续 14 天,雌、雄鸽轮流孵卵。在鸽巢中卵的刺激下和孵卵行为的兴奋作用下,雌、雄鸽的脑下垂体将分泌催乳素,它的功能是抑制促卵泡激素和黄体生成素的分泌,导致全部性行为的消失。催乳素也能促进雌、雄鸽嗉囊的发育和生产嗉囊乳(即鸽乳)。雏鸽孵出后,双亲马上就能喂给它嗉囊乳。在此后的 10 ~ 12 天内双亲不断用鸽乳喂养雏鸽。在育雏末期,喂食行为的减弱是由于催乳素分泌减少的缘故。随着催乳素分泌活动的减弱,脑下垂体又重新分泌促卵泡激素和黄体生成素,于是这对环鸽又会重新求偶尔开始一个新的生殖期。

在这一生殖周期的每一个阶段,每只鸽的体内生理状况都同来自环境的刺激相互作用,从而表现出我们所观察到的行为。这里起作用的因素包括 3 个方面:① 雌、雄鸽的行为表现,互相影响对方的激素分泌和行为变化;② 雌、雄鸽体内的激素状态(包括反馈环);③ 来自环境的刺激,如巢和卵的存在能直接影响雌、雄鸽的激素分泌和行为表现(图 36.13)。

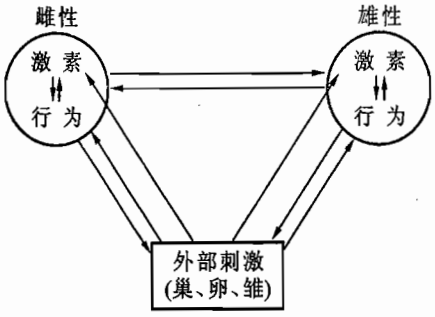


图 36.13 环鸽的激素、行为与环境三者之间的关系
双向箭头表示反馈关系,单向箭头表示直接影响

36.2.2 基因对行为有直接和间接影响

借助于杂交育种试验可以研究基因与动物行为的关系。到目前为止,有关行为的杂交育种试验大都没有超越第一代(F_1),因为杂种往往是不育的。只有少数试验进行到了第二代(F_2),这对于了解行为遗传规律是很有帮助的,例如,小杆线虫(*Rhabditis inerims*)有两个亚种,其中一个亚种身体前端能作波浪形运动(图 36.14),而另一个则不能。如果让这两个亚种进行杂交,结果第一代线虫全都能作波浪形运动,但到了由这些杂种产生的第二代(F_2),便产生了两种行为类型的线虫,即能作波浪形运动的和不能作波浪形运动的,而且二者的比例是 3∶1。这表明,作波浪形运动这一行为特征是一种显性特征,而且是受单一基因支配的。

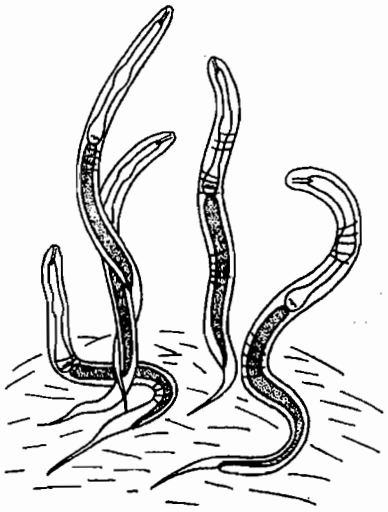


图 36.14 小杆线虫身体前端可作波浪式运动,使身体抬升到基底之上(引自 Osche,1966)

双基因支配行为的实例可以用蜜蜂的亲代抚养行为来说明,这里所说的亲代抚养行为是指工蜂把死于蜂室中的幼虫叼走这一行为。蜜蜂有卫生蜂和非卫生蜂两个品系,前者能够咬破蜂室的蜡盖并能把幼虫叼走,而后者则缺少这种行为。当卫生蜂品系与非卫生蜂品系杂交时,其杂交后代(F_1)行为表现全都是非卫生蜂,既不会开蜡盖也不叼幼虫。但当 F_1 世代与亲本卫生蜂品系回交时,便会产生 4 种不同行为型的个体,除了卫生蜂和非卫生蜂的行为型外,又出现了两个在正常情况下不会见到的行为型,一个是会咬开蜡盖但不把幼虫叼走,另一个是不会咬开蜡盖但如果蜡盖被人打开它却会把幼虫叼走,这 4 种行为型的发生频率大体相等(图 36.15)。这表明:咬开蜡盖和叼走幼虫的行为分别是由两个基因支配的,而这两个基因都是隐性的,换句话说,非卫生行为是显性的。因此,只有两对等位基因都是隐性的时候才会表现出完全的卫生行为(既能咬开蜡盖又能叼走幼虫)。

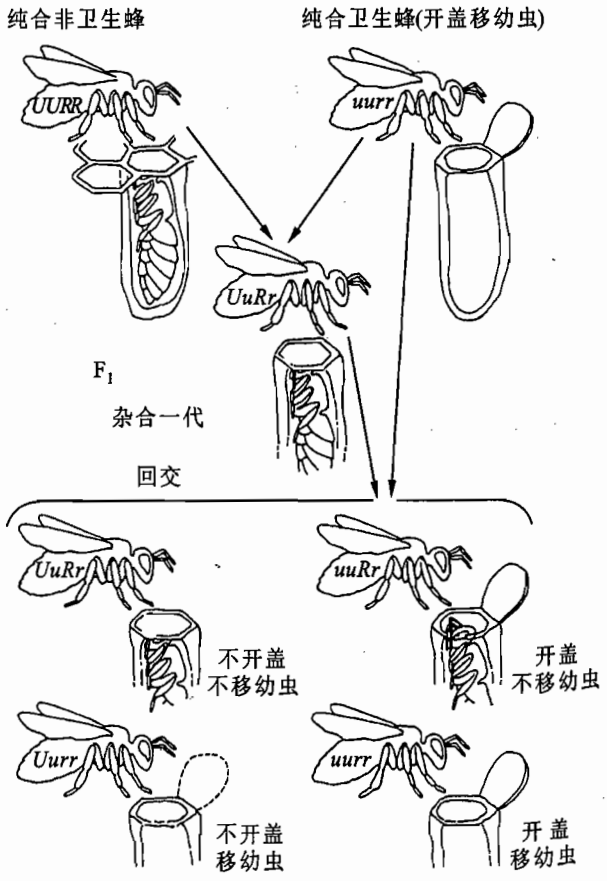


图 36.15 卫生蜂和非卫生蜂杂交的基因型和行为型分析
Uu 代表开盖基因,*Rr* 代表叼幼虫基因(引自 Grier,1984)

从整体来看,这种由单基因和双基因支配的行为遗传是比较少见的,动物大多数行为的遗传都是受多基因支配的。从蟋蟀的杂交试验中已经得知,每种蟋蟀都有自己特有的鸣声,而蟋蟀鸣声的各个组分都是独立遗传的。果蝇的振翅发声也是如此,雄果蝇在求偶时就是用振翅发声吸引雌果蝇的,其振翅节律和振幅是随种而异的。剑尾鱼(*Xiphophorus helleri*)与同属的另一种剑尾鱼(*X. montezumae*)所进行的杂交试验表明:在求偶行为中即使是简单的行为差异也可能是由多基因支配的。

应当强调的是,上面所举的实例都只说明了基因对行为的直接影响。但是,基因也和激素一样能够间接影响动物的行为,如通过影响感觉器官的敏感性而间接影响动物的行为。此外,基因还可以通过影响中枢神经系统的功能(如记忆力)、激素的分泌、激素的反应阈值和其他一些形态生理特征而间接地影响动物的行为。

36.3 动物的防御行为和生殖行为

36.3.1 动物有10种防御对策

防御行为是指任何一种能够减少来自其他动物伤害的行为,总共有10种不同的防御对策。

(1) 穴居 穴居或洞居减少了与捕食者相遇的概率,但也造成了寻找配偶和觅食的困难。有些动物终生都生活在地下或洞穴中如蚯蚓和鼹鼠,另一些动物白天躲藏在洞穴中,在晨昏和夜晚来到地面觅食,如野兔。

(2) 隐蔽(crypsis) 很多动物的体色与环境背景色一致,因此不易被捕食者发现,如绿色的螽斯和白色的雪兔和雷鸟等。比目鱼和乌贼有很强的变色能力,随时都可使它们的体色与背景色相匹配。

(3) 警戒色(aposematism) 有毒的或不可食的动物往往具有极为鲜艳醒目的颜色,这种颜色对捕食者往往具有信号和广告的作用,能使捕食动物见后避而远之(图36.16),最常见的例子是胡蜂和黄蜂,它们的身体有黄黑相间的醒目条纹,其作用不是隐蔽自己而是起到警戒作用。每一个捕食动物在学会回避警戒色以前至少得捕食一个具有警戒色的动物,当尝到了苦头后才能学会回避它,这就是条件回避反应。很多脊椎动物都形成了条件回避反应,如鸟类回避具有黑红颜色的瓢虫和具有橘黄色和黑色的斑蝶,蟾蜍拒食蜜蜂和熊蜂等。

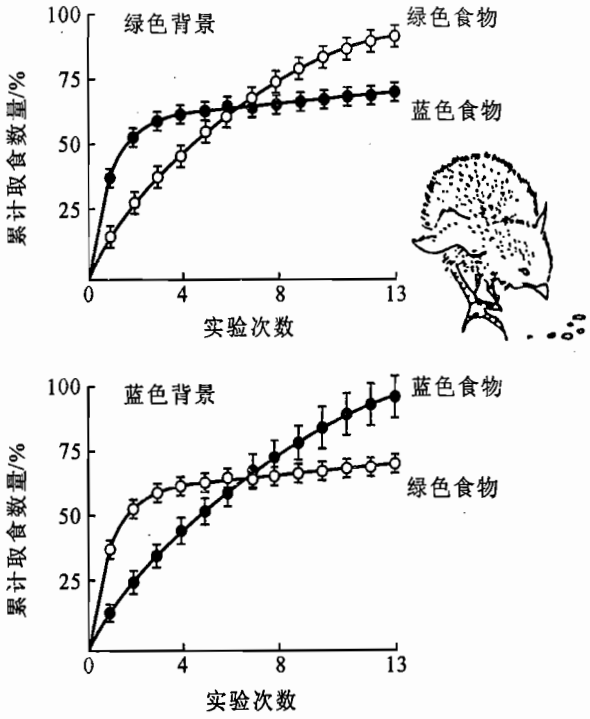


图36.16 警戒色的功能实验 让小鸡啄食苦味谷粒,开始时对鲜明醒目的谷粒啄食较多但最终减少,而对隐蔽的谷粒开始时啄食较少,但最终增加

(4) 拟态(mimicry) 拟态是指一种动物因在形态和体色上模拟另一种有毒和不可食的动物而得到好处。如果是一种无毒可食的动物模拟一种有毒不可食的动物,就称贝次拟态(Batesian mimicry),如副王蛱蝶模拟普累克西普斑蝶(*Danaus plexippus*);如果是两个有毒的物种彼此互相模拟,双方就都能得到好处,因为它们将共同分担捕食动物在学习期间所造成的死亡率,这种拟态就称缪勒拟态(Mullerian mimicry),在毒蛾科的各个蛾种之间较为常见。

(5) 回缩 遇到危险时野兔便迅速逃回洞内,管居沙蚕则立即缩回管内,有壳动物将缩回壳内,有刺动物将滚成球或将刺直立起来保护其软体部位,这是多毛类、软体动物、龟鳖和刺猬常用的防御手段。

(6) 逃遁 很多动物在捕食者接近时往往靠快跑或飞翔迅速逃离,有时采取直线运动,有时采取不规则运动,当蝙蝠离夜蛾较近时,夜蛾就会采取飘忽不定的不定向飞行,使蝙蝠难于得手,但当蝙蝠离它们较远时,它们就会采取直线飞行,以便尽快飞出蝙蝠的有效

搜寻区(图 36.17)。授勋夜蛾(*Catocala unpta*)在逃跑时会突然展现出后翅上的鲜艳色斑,使捕食者受惊吓,从而争得一点逃跑时间。

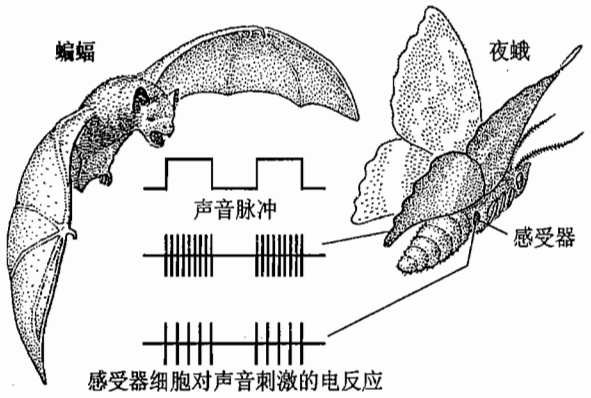


图 36.17 夜蛾靠腹部前端两侧的感受器感受蝙蝠发出的声音脉冲并判断蝙蝠的距离和方位,以便采取不同的逃跑对策(引自 Alcock,1993)

(7) 威吓 不能迅速逃跑或被捉住的动物往往采用威吓手段进行防御。蟾蜍在受到攻击时会靠肺部充气使整个身体膨胀起来,给人一种身体极大的虚假印象。螳螂遇到危险时会把头转向捕食者,同时还靠腹部的摩擦发出像蛇一样的嘶嘶响声,这种威吓行为常常可以把小鸟吓跑。小鸟害怕猛禽的大眼睛是众所周知的事实,灰天蛾、靶螳螂和鹰眼蟾蜍却巧妙地利用大眼斑威吓捕食动物。

(8) 假死 有些捕食动物只攻击活的猎物,所以很多动物都靠假死逃避捕食动物的攻击,如很多甲虫、蜘蛛、螳螂和负鼠(Didelphidae)等。通常这些动物只能短时间保持假死状态,之后便会突然逃走或飞走。

(9) 转移捕食者的攻击部位 很多动物是通过诱导捕食者攻击自己身体的非要害部位而逃生的,例如,眼蝶(*Hipparchia semele*)在每一前翅的顶部生有一个小眼斑,当它停下来时,除了眼斑外其他部位都是隐蔽的,如果有一捕食者一直在注意着眼蝶的行动,当眼蝶停下来时捕食者将首先攻击它的小眼斑,此时眼蝶就会逃脱,只是留下一个残翅。若未受到攻击则说明附近没有捕食者,于是它就会把小眼斑隐藏起来。又如很多蜥蜴在受到攻击时会主动把尾巴脱掉,转移捕食者的注意力。

(10) 反击 动物在受到捕食者攻击时的最后防御手段就是利用一切可用的武器(牙、角、爪等)进行反击。三刺鱼一旦被凶猛鱼类抓住,它的背刺和侧刺就会直立起来扎伤捕食者的口部,迫使捕食者不得不把它放弃。绿蝗(*Phymateus*)在被捕捉后常从胸部分泌出难闻的黄色泡沫。鞭蝎(*Mastigo proctus*)的防御腺体开口于腹部末端,当它受到攻击时会转动腹部对准攻击方向喷射分泌物。

36.3.2 求偶有着多方面的生物学意义

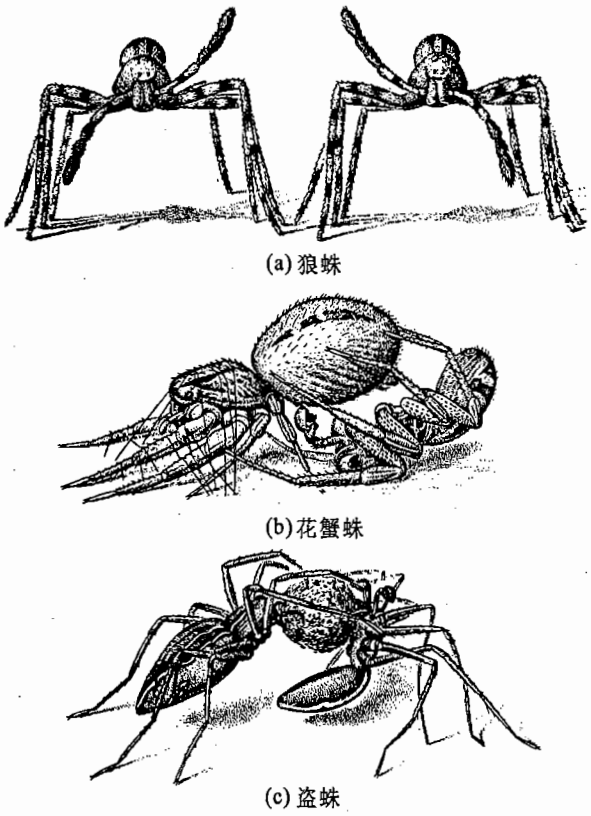
动物的求偶行为(courtship behaviour)是指伴随着性活动和性活动前奏的全部行为表现。求偶行为非常引人注目,因为求偶动物常常会作出一些奇特的动作、展示鲜艳的色彩和发出复杂的声音。求偶行为最重要的一个功能就是吸引配偶,雄鸟在生殖季节频频鸣叫主要是为了吸引配偶,但也有排斥竞争对手的作用。除鸟类外,蝉和蟋蟀的鸣叫和萤火虫的发光都是为了吸引异性。园丁鸟(*Amblyornis* spp.)用细树枝编织成巨大的鸟巢,然后用鲜花和各色杂物装饰起来,可大大增强对异性的吸引力。

求偶行为的第二个功能是防止异种杂交,因此动物的求偶行为往往具有物种的特异性,只能引起同种异性个体的反应,这对于近缘物种尤其重要。例如,刺蜥(*Sceloporus* spp.)的雄蜥是靠有节奏地摆头吸引配偶的,但不同种的雄蜥摆头的速率是不一样的,而且雌蜥只对同种雄蜥的摆头作出反应。不同种类的雄鸭羽衣既漂亮又互相有别,而雌鸭的羽毛则都非常单调相似,这是因为雄鸭是积极的求偶者,鲜明独特的羽饰再加上特有的求偶姿态和叫声,可以大大增强种间生殖隔离的效果。

一旦雌雄个体到了一起,往往是雄性的性兴奋水平高于雌性,因此求偶行为的第三个功能就是激发对方的性欲望,使双方的性活动达到协调一致。很多鸟类的雄鸟在雌鸟面前所摆出的姿态恰好能最大限度地展示自己鲜艳的羽衣,如孔雀(*Pavo cristatus*)和松鸡(*Centrocercus urophasianus*)。滑北螈(*Triturus vulgaris*)的求偶则包括炫耀自己华丽的色彩和用尾击水,把水流送向雌螈,而水流中则含有自己的气味,同时水流本身对雌螈也构成一种震动刺激。可见,雌螈是通过 3 种感觉渠道(视觉、嗅觉和触觉)被激起性欲的;这同时也为雌螈提供了 3 个信息来源,以便判断雄螈与自己是不是属于同一个物种。

有些动物的雄性个体在求偶时要向雌性个体奉献一点食物,这种求偶喂食行为也可诱发雌性个体的性反应并减少它产生逃跑和攻击反应的可能性。在蜘蛛

类中,求偶的雄蛛有被雌蛛当成食物吃掉的极大危险,因为雌蛛一般比雄蛛大得多,而且视力不佳。雄蛛要实现与雌蛛交配,必须首先抑制雌蛛的攻击反应。在这方面,雄蛛有着各种各样的求偶技巧(图 36.18)。有些种类的雄蛛(如狼蛛,*Lycosa amentata*)先与雌蛛保持一个安全距离并用螯肢作波浪式运动向雌蛛发出求偶信号(图 36.18a),待雌蛛作出明确无误的性反应后再去接近雌蛛。有些织网蛛的雄蛛求偶时先在网的一角以特定的频率使网发生震颤,只要雌蛛不作出适当反应,它绝不会冒险上网。更有趣的是,花蟹蛛(*Xysticus cristatus*)的雄蛛在与雌蛛交配前先用蛛丝把雌蛛捆绑起来,以保证绝对安全(图 36.18b)。另一种雄蛛则生有一种专门的附器,交配时用它堵塞住雌蛛张开的口器,使它失去咬噬能力。雄盗蛛(*Pisaura mirabilis*)交配前先递给雌蛛一个用丝缠捆着的猎物,当雌蛛忙于处理和吃食物礼品时便乘机和它交配(图 36.18c)。



(a)狼蛛

(b)花蟹蛛

(c)盗蛛

图 36.18 蜘蛛的求偶行为(引自 Alcock,1984)

动物求偶行为的第 4 个功能是选择最理想的配偶,例如当一条雌性三刺鱼(*Gasterosteus aculeatus*)进入雄鱼的领域后,雄刺鱼往往是求偶行为和攻击行为兼而用之,这对雌雄双方都有好处:一方面雄鱼的攻击行为可以吓跑那些性兴奋不强烈的雌鱼,保证雄鱼只同性发育较充分的雌鱼配对;另一方面,雄鱼的攻击行为也是雌鱼判断一只雄鱼保卫领域和家庭能力大小的一种依据,可确保自己把卵产在一只能很好抚育后代的雄鱼巢内(刺鱼是典型的雄鱼护卵护幼的动物)。

总之,求偶行为的功能是确保交配能在合适的地点、合适的时间和尽可能理想的条件下进行,而且只发生在同种的异性成员之间。在有些动物中,两性还可借助于求偶行为彼此评估对方的生殖潜力,以便选择最合适的配偶。求偶行为的鲜明性和醒目性是出于对吸引异性的需要,而求偶行为的极端多样性则是由于不同物种的求偶行为必须具有本种独有的特点,以便尽量减少因识别不清而发生种间杂交的可能性。

36.3.3 亲代抚育通常雌性的投入比雄性多

动物的亲代抚育行为是指亲代对子代的保护、照顾和喂养。亲代抚育可以由双方来共同承担,也可以只由其中一方承担,如果是由雌雄双方共同承担,往往是雌性一方所承担的任务更重,但也有少数例外,甚至在极个别的事例中亲代抚育的任务完全是由雄性个体承担的,而雌性个体则专司产卵。

在无脊椎动物中,原始的亲代抚育形式只是简单地把卵产在安全隐蔽的地点,更进一步的形式还要为新孵出的幼虫储备必要的食物,以便幼虫一孵出来就有东西吃,如独居的雌性细腰蜂(*Bembex rostrata*)先猎取一只昆虫将其麻醉后带回事先挖好的洞穴中,然后在猎物体内产一粒卵,最后用小石子把洞口封堵。

在鱼类中可以看到亲代抚育行为的一个完整演化系列,鳕鱼(*Gadus*)的雄鱼和雌鱼组成混合的生殖群,它们同时向开阔水域排卵和排精,卵和幼鱼得不到任何亲代抚育。稍复杂一点的是鳟鱼和鲑鱼,雌雄两性在产卵和受精之前先配对,然后主要由雌鱼在溪底挖一个含有沙砾的产卵穴并在其中产卵和排精。更复杂的是用植物材料建一个比较复杂的巢或者建一个漂浮在水面的气泡巢,如三刺鱼(图 36.19)和斗鱼(*Betta splendens*)。鱼类中携带和运送卵的方法也是各种各样的,罗非鱼把卵含在口中带来带去,故名口孵鱼。底栖鱼类蝌蚪鲇(*Aspredo* 属)把卵滚成团附着在皮肤上,皮肤表皮膨胀将卵包起,故名皮孵鱼。雄海马生有一

个临时性的携卵袋，雌鱼把卵产在袋内，直到孵出小海马为止。

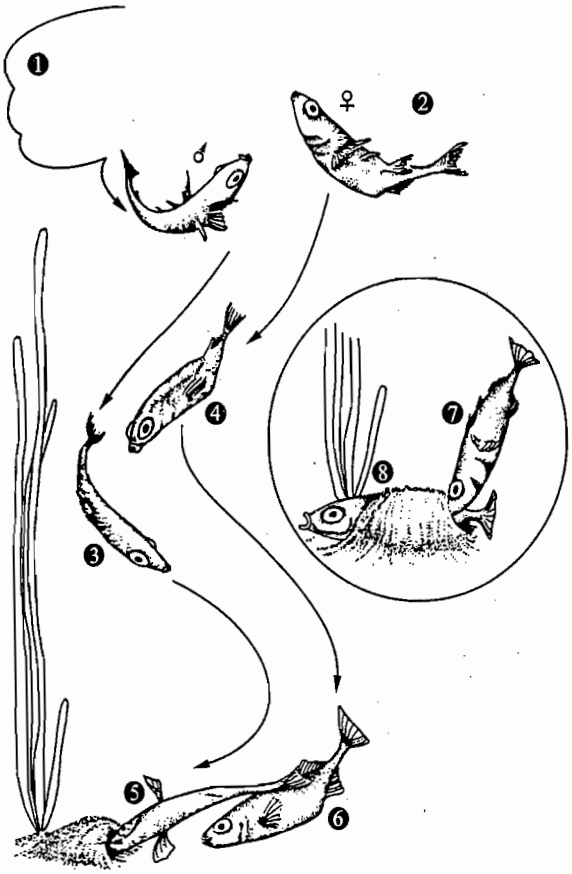


图 36.19 三刺鱼的巢及求偶程序 ①② 雄鱼以 Z 字形舞蹈向雌鱼求偶。③④ 雄鱼将雌鱼带向自己事先筑好的巢。⑤⑥ 雄鱼向雌鱼展示巢口的位置。⑦⑧ 雌鱼进入两端开口的巢中，雄鱼在巢外戳动雌鱼尾部促其产卵，然后进入巢内排精（引自 Tinbergen，1951）

两栖动物的亲代抚育行为也是多种多样的，一些蝾螈和蚓螈（*Gymnophiona*）在卵发育的早期对卵进行守卫。产婆蟾（*Alytes*）把卵产在陆地上，然后把卵挤压在自己用后足形成的三角形空间内，雄蟾使卵受精后便用后腿插入卵团将其置于自己腰部周围一直携带着，在卵发育期间雄蟾将会选择最好的温度和湿度条件以确保卵团不会干掉，卵孵化之前雄蟾会返回池塘将后足浸入水中直到孵出蝌蚪。负子蟾的携卵方式更为奇特，雄蟾把卵推入雌蟾背部的组织内，使卵一直在皮肤袋内发育。尖吻蟾（*Rhinoderma darwint*）的雄蟾把孵化前的卵都吞入口中，并靠适当的运动把卵送入声囊，卵待在那里直到孵化。南非泳蟾属（*Nectophrynoides*）的幼体完全是在雌蟾生殖道内发育的，在蝌蚪阶段，尾部的血管可使母体输卵管血循环与蝌蚪血循环之间进行营养传递，这种安排很像是哺乳动物的胎盘。

爬行动物的鳄鱼能建很复杂的巢，密西鳄（*Alligator missisippiensis*）的雌鳄用腐烂的植物筑巢，巢可把一窝卵抬升到水面以上，为卵提供了温暖湿润的环境。雌鳄常守护在巢周围，当幼鳄出壳前发出唧唧叫声时，雌鳄会帮助打开蛋壳。尼罗鳄（*Crocodilus niloticus*）的行为更为复杂，雌鳄产卵后会一直守在巢附近，不仅会帮助幼鳄出壳，而且会用嘴咬住幼鳄把它们一个个带到水边，并在小鳄长达几周的早期发育期间守在它们附近。蜥蜴和蛇发展了不同的亲代抚育方式。蛇类有两种主要方式：① 卵在母蛇体内孵化，然后把小蛇产出；② 产大量的卵，除了选择巢位和覆盖卵之外，几乎不再有任何亲代抚育，但雌蟒蛇常卷卧在卵上，实际上是在为卵的孵化加温。雌眼镜蛇守护卵的现象很普遍，也常卷卧在卵上。蛇蜥和石龙子也有发达的护卵行为，雌性石龙子还常常把分散的卵收集起来使它们重新合为一窝。沙漠黄蜥（*Xantusia vigilus*）的卵是在雌蜥体内发育的，而且在卵膜和输卵管壁之间所建立的联系很像是一个原始形式的胎盘，这是爬行动物胎生的一个罕见实例。

鸟类的亲代抚育行为很发达，包括筑巢、孵卵和育雏喂幼，而且往往是由雌雄鸟共同承担的，如果有一方离弃另一方，雏鸟的成活率就会减半，这对双方都不利，所以鸟类常常有稳定的家庭关系。当然，鸟类中也有一雄多雌和一雌多雄的婚配体制，但比较少见，尤其是后者。

在哺乳动物中，由于雌性个体有专门为幼兽发育提供营养的乳腺，因此先天决定着母兽将会更多地参与亲代抚育工作。雄兽很少与雌兽一对一地组成单配制家庭，这样的种类只占整个哺乳动物的大约 4%。袋鼠产出的幼兽发育程度极差，它从尿生殖窦中爬出后便进入乳头区，遇到一个乳头后便开始一个长长的乳头附着期。全部有袋类动物都是由雌兽承担亲代抚育工作。真兽亚纲的兽类产出的幼兽，其发育程度要比有袋类好得多，它们没有乳头附着期，而是断断续续地吸奶，直到断奶为止。幼兽早期的营养完全是靠母亲供应。在很多哺乳动物中，幼兽的发育和生存完全靠母亲维持，但在不同类群中，雄兽和家庭成员也在不同程度上参与亲代抚育工作。

36.4 动物的社群生活与通讯

36.4.1 社群生活有很多好处

自然界的任何一种动物都会受到来自各方面的选择压力,这些压力会迫使动物朝两个相反的方向进化。一些压力会促使动物朝社群生活的方向进化,另一些压力则有利于动物选择独居的生活方式。有很多动物的一生或一生的大部分时间都是在社群中度过的。在许多鱼类和两栖动物中,只在每年的生殖季节才临时聚集在一起形成社群,而有些昆虫、鸟类和哺乳动物则整个一生都生活在一个庞大而结构复杂的社会中。

对被捕食者来说,社群生活的好处是多方面的。首先是不容易被捕食者发现,由于动物群体的数目比动物个体的数目少得多,所以一个捕食动物要想找到一个动物群体就要比找到单独活动的一个动物困难一些,即使是发现了一个动物群,但要想从动物群中猎取一个动物则更不容易。

其次,社群比个体有更高的警觉性,从而可及早发现捕食者,这对于靠逃跑而不是靠隐蔽获得安全的动物尤其重要。一般说来,社群越大,捕食者被及早发现的可能性也越大,例如,随着林鸽群的增大,苍鹰(*Accipiter gentilis*)攻击成功的机会就越来越小,这主要是因为林鸽群越大就越能在比较远的距离发现猛禽的接近,因而能够及早飞走(图 36.20)。

第三是稀释效应。对任何一种捕食动物的攻击来说,猎物群越大,其中每一个个体被猎杀的机会就越小,因此一个动物就会由于与其他同种动物生活在一起而得到保护,这就是所谓的稀释效应。稀释效应的一个实例就是喜欢成群在水面划行的水黾(*Halobates robustus*),它们的捕食者是小形的沙瑙鱼(*Sardinops sagax*),由于这种小鱼是从水中捕食水黾,所以不存在警觉性随群体增大而增加的问题。沙瑙鱼对不同大小水黾群的攻击率都是一样的,但对每一只水黾来说,沙瑙鱼的攻击率就只决定于稀释效应(图 36.21)。

第四是集体防御。很多鸟类常常群起而攻之,把侵入集体营巢区偷袭鸟蛋和雏鸟的捕食者赶跑。一般说来,参加集体防御的个体越多,捕食者就越难得手。集体防御行为不仅鸟类有,哺乳动物也有,麝牛(*Ovibus moschatus*)在受到狼群的围攻时便围成一圈,把易受攻击的个体和小牛保护在中间,身体强壮的麝牛则在最外层,头一律向外把角对着狼群,这样就形成了一条狼群所难以攻破的防线。

第五是迷惑捕食者。黑斑羚(*Aepycerus melampus*)在受到惊扰时常常突然向各个不同的方向爆炸式地奔跑,这种突发动作常使捕食者感到不知所措,迷惘不前,不知去追逐哪一只好,结果就丧失了捕食良机。

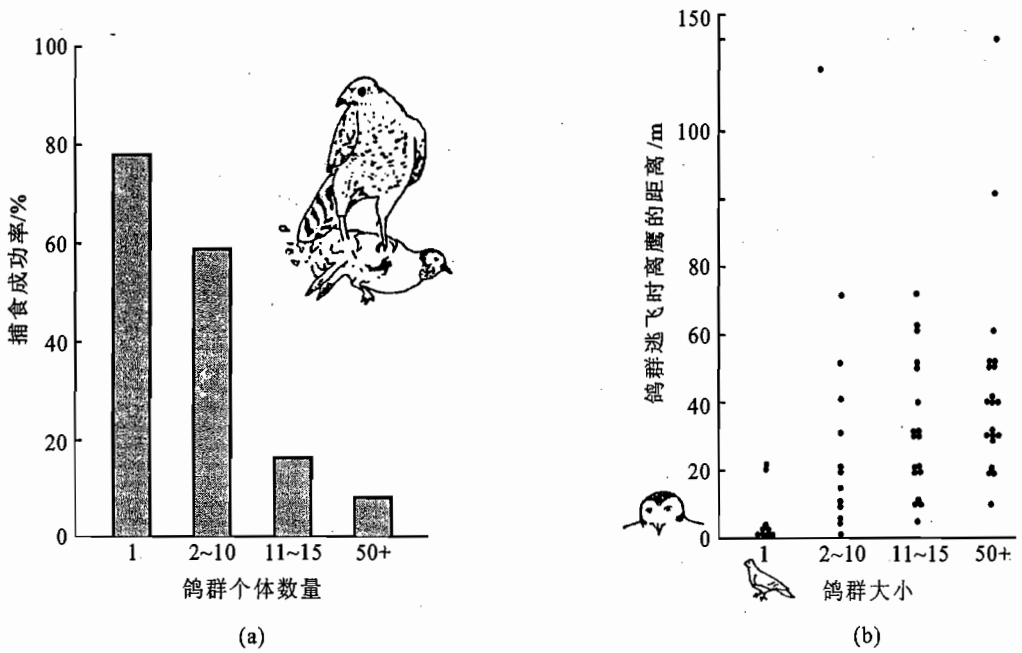


图 36.20 警觉性的提高有助于及早发现捕食者 (a) 苍鹰捕食成功率与林鸽群大小成反比。(b) 林鸽群越大就越能在比较远的距离发现猛禽的接近(引自 Renward,1978)

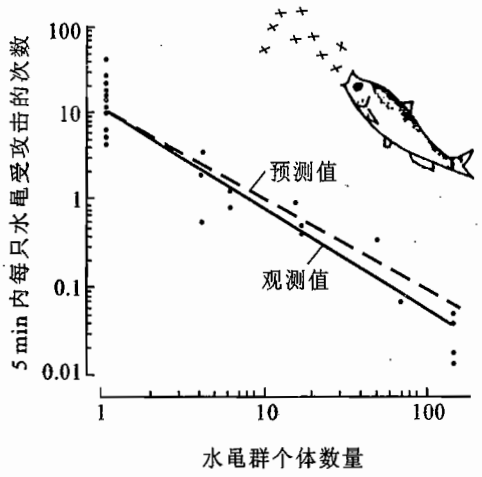


图 36.21 水黾群体越大,其中每只个体在单位时间内所受的攻击次数越少

第六是避免使自己成为牺牲品。动物保护自己的一个较好方法是使自己更加靠近同群中的其他个体,这样可减少自己的危险域,使自己避免成为最靠近捕食者的那个个体。显然,群体中的成员不可能都处在群体中最安全的中心位置,但当捕食者逼近的时候,通过上述行为就可导致群体的密集收缩,而捕食动物要想从一个密切靠拢的动物群中俘获一头猎物则是一件更加困难的事情。可见,虽然位于群体中心的那些个体可以得到最大的安全,但其他个体也能得到安全上的好处。

对捕食动物来说,社群生活带来的好处也是多方面的,包括通过信息交流可更快找到食物,提高猎食成功率,便于捕捉较大的猎物和有利于在与其他捕食动物竞争时取得胜利等。

36.4.2 昆虫的社会行为最发达

地球上营社群生活的昆虫种类和数量是十分巨大的,据不完全统计,社会性昆虫多达 12 000 种以上,约等于所有鸟类和哺乳动物种类的总和。仅在 1 km^2 的巴西热带雨林中,蚂蚁的种类就比全球猿猴的种类还要多。就个体数量来看,生活在一个军蚁群体中的工蚁数量就超过了生活在非洲的所有狮子和大象的数量。非洲啮根蚁(*Dorylus wilverthi*)的蚁群由多达2 200 万只蚂蚁组成,其总重(质)量约为 20 kg。就通讯效益来讲,蜜蜂可借助于舞蹈语言把蜜源的方向和距离准确无误地传达给自己的同伴,在野生动物中这是唯一能用抽象密码传递遥远物体信息的事例。组成社会昆虫群体的个体往往有极大的形态差异,以便于由不同的个体完成不同的工作。例如,鼻白蚁(*Nasutitermes exitiosus*)的兵蚁头部已经特化成了一个喷液枪,可把防御性的黏液喷向敌人,而木工蚁(*Camponotus truncatus*)的兵蚁头部则像一个塞子,恰好能把巢口严严实实地堵住,使各种天敌无法侵入,这很像是软体动物壳口上的厣板(图 36.22)。社会性昆虫有 4 个最明显的特征:① 很多成虫生活在一起形成群体;② 成虫在建巢和喂幼工作中密切合作;③ 世代重叠;④ 社会中存在明显的生殖优势和等级。下面以熊蜂为例说明社会性昆虫的生活史。

熊蜂属(*Bombus*)大约包括 200 种熊蜂,在北温带熊蜂的生活史只有一年,只有受精的蜂王才能越冬。春天一到,独处的蜂王便离开越冬地到处飞行,寻找田鼠弃洞或类似洞穴,进入洞穴后再对旧洞加以改造,建造一个入口通道,并用一些精细的材料涂抹洞的内壁。在洞内蜂王会从腹部的节间腺分泌薄板状的蜡质物在洞的底部建成第一个卵室,接着它便在卵室内放入一个花粉球并在花粉球的表面产 8 ~ 14 粒卵,然后用圆屋顶形的蜡盖和其他物质把卵室封闭。大约就在第一批卵产下的同时,蜂王还要在靠近巢的入口处用蜡建造蜜罐并开始把从田间采集来的花蜜贮存在蜜罐内。当第一批工蜂出现后便帮助蜂王扩建巢穴和照料其后产出的卵和幼虫(图 36.23)。

熊蜂喂养幼虫的方法依熊蜂的种类而有所不同,有些种类的熊蜂具有贮存花粉的习性,它们把花粉存放在旧茧内,随时都可以取出来与花蜜混合后喂给幼虫。还有一些种类的熊蜂其蜂王和工蜂在幼虫较集中的地方建造许多特殊的蜡袋并用花粉把蜡袋填满,幼虫则直接取食花粉。到夏末时节,蜂群将会发展到 100 ~ 400 只工蜂,随着秋天的临近,蜂群中将会出现雄蜂和新蜂王,整个蜂群开始解体。熊蜂的交配行为依种类的不同而有很大差异:有些种类的雄蜂总是在蜂巢入口处周围盘旋飞行,等待着年轻蜂王飞出蜂巢;另一些种类的雄蜂则选择一个显要的物体(如一朵花或一个篱笆桩),时而停在上面,时而在它上方飞翔,只要看到任何一个类似蜂王的飞行物体,它便会向它冲过去;还有一些种类的雄蜂为了达到生殖目的而建立一条飞行路线,并每隔一定距离便在沿线物体上排放一点气味物质,然后它们便一小时一小时、一天一天地等待着雌蜂的到来。交配之后,蜂王便在土壤中专门挖掘的洞道里过冬并在第二年春天开始建立新的蜂群。

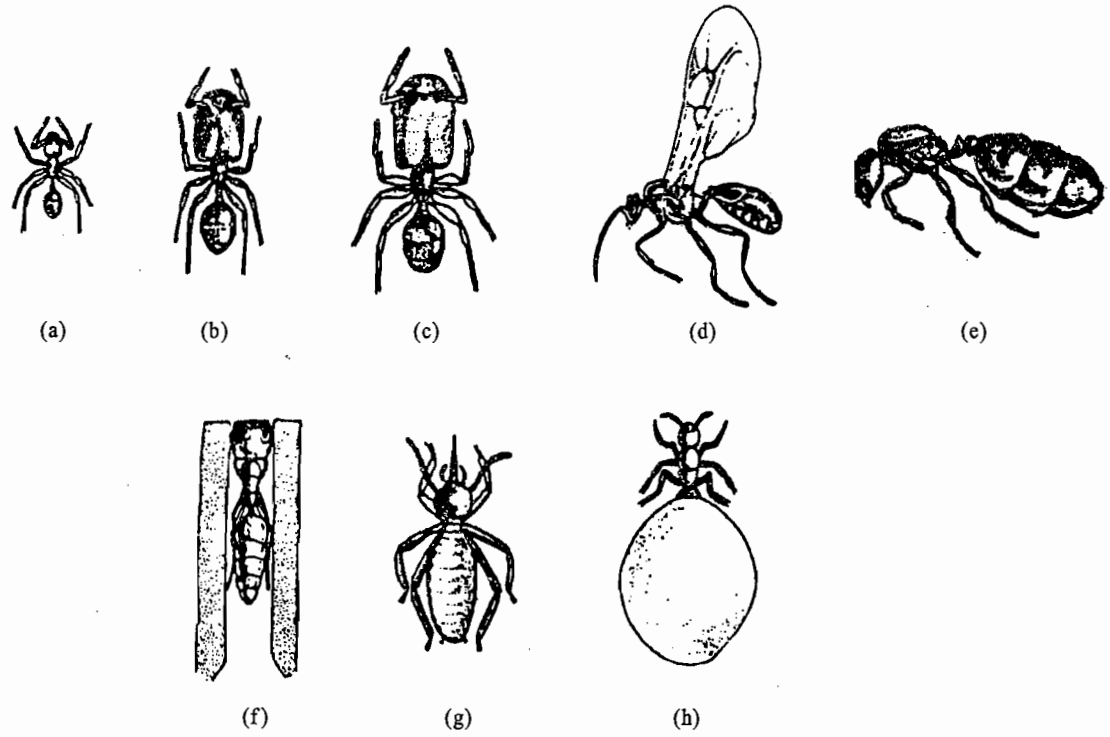


图 36.22 社会昆虫的等级分化 (a)至(e)分别是大头蚁的小、中、大工蚁,雄蚁和蚁王。(f) 木工蚁的兵蚁头部。(g) 鼻白蚁的兵蚁头部。(h) 蜜罐蚁的工蚁腹部特化成了贮蜜罐

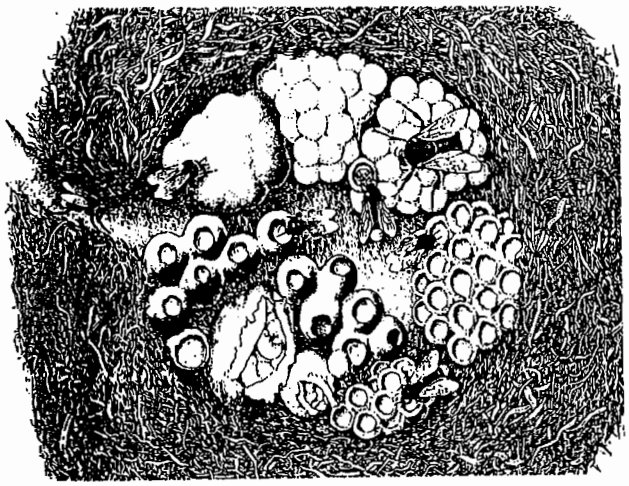


图 36.23 熊蜂(*Bombus lapidarius*)的巢及蜂群 其中个体最大者是蜂王,正停在一堆茧上,一个茧已被揭开可见到蛹。左侧有3个公共的幼虫巢室,其中下面的两个蜡质外包装已被揭开可看到幼虫。巢的左面和中央被许多大的蜡质蜜罐所占据,右下方是一群旧茧,现已被用来贮存花粉(引自 Wilson,1975)

熊蜂的蜂王与工蜂之间的差别只表现在蜂王的个体较大和卵巢有更大程度的发育。在工蜂个体大小之间也存在着很大差异,个体较大的工蜂出巢采食的时间比较多,而个体较小的工蜂则留在巢内工作的时间较多。在少数种类的熊蜂中,个体最小的工蜂从不飞出巢外,而是永久性地留在巢内工作。有些熊蜂的巢还设有专门的防卫工作,这种防卫工作通常都是由卵巢发育较好的工蜂担任。总的来看,熊蜂属在蜜蜂科中与蜜蜂属(*Apis*)相比还具有许多原始特征并处在较低级的进化阶段上。

36.4.3 领域行为是一种资源独占行为

动物竞争资源的方式之一就是占有和保卫一定的区域,不允许同种其他个体侵入,而这个区域内则含有占有者及其家庭所需要的各种资源。这样的一个被动物占有和保卫的区域就称领域(territory)。占有领域的可以是一个个体、一对配偶、一个家庭或一个群体,动物有时会永远占有一个领域,如生活在森林中的灰林鸮(*Strix aluco*);有时只在生殖期间才占有领域,如大多数雀形目鸟类。领域行为在脊椎动物中是很普遍的,其中包括硬骨鱼类、蛙类、蝾螈、蜥蜴、鳄鱼、鸟类和哺乳动物。很多无脊椎动物也有领域,如昆虫中的蜻蜓、蟋蟀、蜂类、蝇类和蝶类,甲壳动物中的蝲蛄、沼潮蟹和端足类,软体动物中的笠贝、石鳖、章鱼以及帚

虫等。

动物占有和保卫一个领域，主要的好处是可以得到充足的食物，减少对生殖行为的外来干扰和使安全更有保证。另一方面，动物为占有和保卫一个领域所付出的代价也是很大的，要花费不少时间和消耗很多能量。一般说来，只有从占有领域中获得的好处大于因保卫领域而付出的代价时，动物才会占有领域。有人曾对专门吃花蜜的金翅太阳鸟（*Nectarinia reichenowi*）的领域进行过研究，结果表明，在可供采蜜的花朵数目与领域大小之间存在着密切的关系（图 36.24）。这种情况在很多其他动物中也能看到，例如，红松鸡（*Lagopus lagopus*）的领域大小同它所喜吃的嫩枝条的密度成反比，同时还与石楠营养成分的含量成反比。动物占领的领域如果太大，当然对其他竞争者不利，但对领域的占有者可能更为不利，因为为保卫领域所付出的代价会随着领域的扩大而急剧增加。所以动物所占有和保卫的领域大小是以能够充分满足它们对各种资源的需要为准的。

图 36.24 金翅太阳鸟的领域大小决定于花朵的密度（引自 Alcock，1993）

动物保卫领域的方法是多种多样的，主要是依靠鸣叫、行为炫耀和气味排放，很少发生直接的接触和战斗，除非是在第一次建立领域的时候。例如：莺（*Dendroica* spp.）的雄鸟在最初争夺领域的时候，常常发生直接冲突，但是领域一旦建立起来便不再依靠直接战斗来保卫它。鼠兔（*Ochotona princeps*）和其他鸟类也是这样。通常动物在保卫领域时有 3 道防线：① 靠鸣叫对可能的入侵者发出信号和警告，这对于远距离的潜在入侵者有提醒和驱赶作用；② 当来犯者不顾警告侵犯到领域边界时，便采取各种特定的行为炫耀来维护自己的领域，以便驱赶中等距离范围内的实际入侵者（图 36.25）；③ 驱赶和攻击，如果侵犯者仍坚持侵犯领域的话，领域主人便直接采取驱赶和攻击行为（图 36.26）。

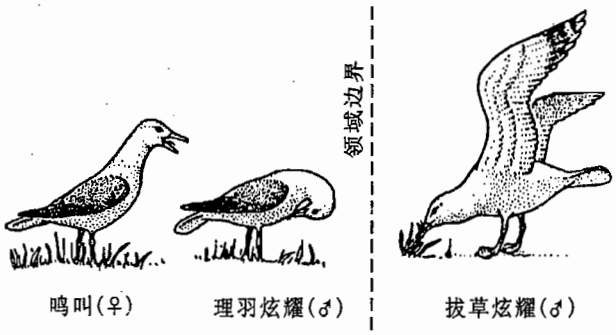


图 36.25 银鸥正在用行为炫耀维护自己的领域 右侧雄鸥的炫耀动作是拔草，左侧雄鸥的动作是梳理羽毛，雌鸥则站在雄鸥后面大声鸣叫（引自 Alcock，1993）

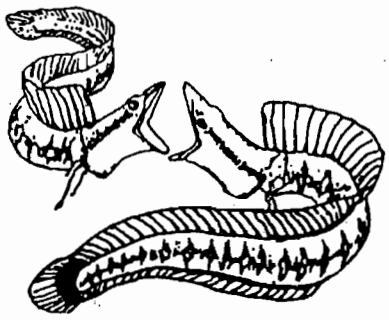


图 36.26 雄性尖头蠊（*Chaenopsis ocellata*）为保卫领域而发生直接冲突（引自 Wilson，1975）

36.4.4 动物有多种通讯方式

动物的很多醒目的形态特征、很多行为动作和分泌的很多化学物质以及由动物发出的大多数声音，都可以认为是动物为了影响其他个体的行为而发出的信号。这些信号可以用来吸引其他个体，也可以用来排斥其他个体，还可以对其他个体的生理状况产生某种长远影响，如雄金丝雀的鸣叫可促使雌金丝雀的卵巢

较快成熟。有些行为学家把信号理解为是一个动物利用另一个动物肌力的一种手段。这些行为学家常常喜欢把动物视为一部能够最有效地传递自身基因的“存活机器”,这样一部设计精良的存活机器常常能够利用环境中的物体来为自己谋利益,如海獭和歌鸫会使用一块石头去击碎软体动物的贝壳。但是对动物来说,环境中最重要的物体却是具有神经和肌肉的活生生的其他动物,一个动物会像利用一块石头那样去利用其他动物的肌力。一只投索蛛用投出去的套索将猎物套住再拽回自己的口中,这是在利用自己的肌力。鲛鳐将猎物驱入自己的口中则不是靠自己的肌力,而是靠摇晃一个诱饵使猎物主动进入自己的口中,在这里鲛鳐是在巧妙地利用猎物的肌力。一只雄蟋蟀完全有能力到处跑动去寻找配偶,但它却呆在一个地点用叫声把雌蟋蟀吸引到自己身边来,这显然是利用了雌蟋蟀的肌力而节省了自己的肌力。这也许是信号的一个明显特性,即发送信号只需消耗较少的能量,但靠利用其他动物的肌力却能得到较大的利益。

视觉信号具有一定的作用距离,它总是有确定的方向性并可被光感受器官所感受。萤火虫是在夜晚靠发出冷光寻找配偶的。*Photinus pyralis* 的雄萤到处飞来飞去,但严格地每隔 5.8 s 发光一次,雌萤则停在草叶上以发光相应答,每次发光间隔的时间与雄萤相同,但总是在雄萤发光 2 s 后才发光,雄萤一旦收到雌萤的应答信号,便朝雌萤飞去并继续发送信号,这种信号只有继续得到雌萤的回答才能不断接近雌萤。每一种萤火虫的发光频率都不相同,这就极好地避免了种间信号的混淆和种间杂交。动物的建筑物也是一种视觉信号,雌性园丁鸟为了吸引雄鸟常常要建造一个精致、醒目和鲜艳的建筑物(图 36.27)。

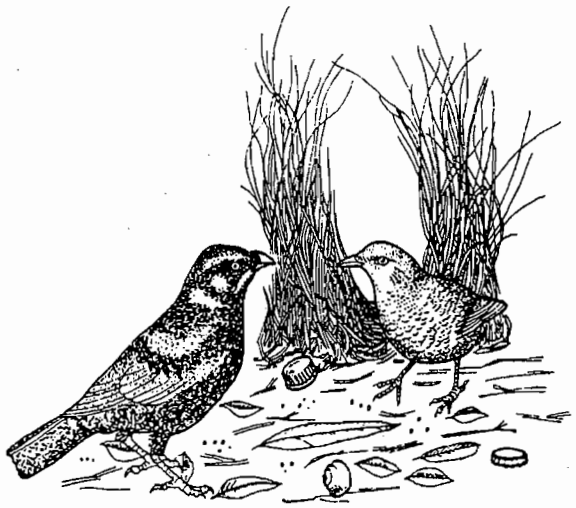


图 36.27 雌园丁鸟为吸引雄鸟而构筑一个精致、醒目和鲜艳的建筑物(引自 Wallace,1979)

在动物界听觉信号与视觉信号一样被广泛地用于通讯和信息交流。有人曾系统地记录过螽斯(*Ephippiger bitterensis*)的鸣声,如果让一只雌螽斯在一只不鸣叫的雄螽斯和一个播放雄螽斯叫声的扬声器之间进行选择的话,雌螽斯会毫不犹豫地走近扬声器。虫鸣的功能非常类似于萤火虫的闪光,同样具有物种各自的特异性。应当说,人们最熟悉的声音信号还是鸟类婉转多变的叫声,很多生活在一起的鸟类,其报警鸣叫声都趋于相似,如芦鸥、乌鸫、大山雀、蓝山雀和燕雀的叫声都局限在一个很窄的频率带内,使捕食者很难判断出发声者所在的位置,这样每一种鸟都能从其他种鸟的报警鸣叫中受益。但在其他方面的叫声却绝不相同,而且通常要比报警鸣叫复杂婉转得多,这些叫声具有吸引异性和保卫领域的作用。

化学通讯在动物界是非常普遍的,但由于我们人类主要是依赖视觉通讯和听觉通讯,所以对化学通讯的研究很不充分。动物用于种内通讯的气味信号称信息素(pheromone),信息素也和声音信号一样可在黑暗中起作用,可以绕过障碍物传播很远的距离。雌舞毒蛾(*Porthetria dispar*)分泌的信息素可把远在 400 m 以外的雄蛾吸引到自己身边来。若把雌性松叶蜂(*Diprion similis*)关在笼中置于田间,可招引来 10 000 多只雄性松叶蜂。哺乳动物具有许多专门分泌信息素的腺体,如鹿和其他偶蹄目动物的头部或后肢有明显的臭腺,而羚羊的臭腺位于两蹄之间。有些偶蹄动物如印度黑羚(*Antilope cervicapra*)和奥羚生有眶前腺,它们把眶前腺所分泌的物质直接涂抹在一些外露的物体上,为的是标记它们的领域(图 36.28)。哺乳动物的两性关系、亲仔关系、社群关系和领域行为都有赖于气味通讯。

接触通讯是很多动物都具有的一种通讯方式,例如,蜜蜂中的工蜂用触角触摸舞蹈蜂的身体以便获得蜜源所在地的信息;鸟类常常互相整理羽毛,以便增强个体之间的社会联系和信任感;狗的优势个体常常把自己的前足搭在一个从属个体的后背上,这显然是显示自己优势的一个信号。灵长类动物接触通讯的一种常见形式是梳理行为(grooming behavior),大多数原猴亚目的猴类都是用“齿梳”(由较低的门齿和犬齿组

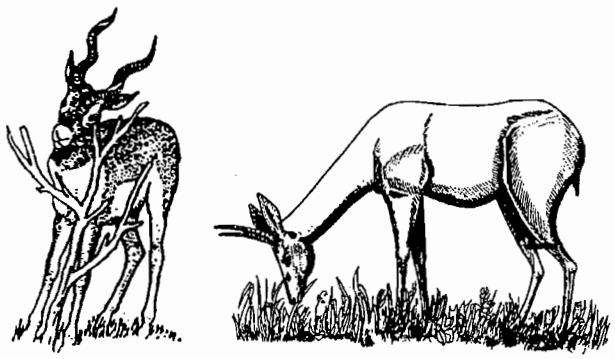


图 36.28 印度黑羚(左)和奥羚(右)正在用眶前腺所分泌的气味物质标记树枝和草叶的顶部(引自 Immelmann,1980)

成)彼此梳理皮毛。真猴类和猿类的接触通讯要比狐猴和跗猴复杂和发达,除了用手指和嘴唇拿取毛被下的细小颗粒外,还包括挤靠、舌舔、吻、碰撞、拥抱、口咬和轻轻拍打等。

电信号也是动物的一种通讯手段,包括电鳗(*Sternopygus macrrus*)和裸背鳗(*Gymnotus carapo*)在内的电鱼的电信号同其他动物的视觉信号、听觉信号和气味信号一样具有明确的社会涵义。

36.5 利他行为和行为节律

36.5.1 利他行为可用亲缘选择和广义适合度解释

利他行为(altruistic behavior)是指不利于自己存活和生殖而有利于其他个体存活和生殖的行为。这种行为在自然界是普遍存在的,如双亲护幼就是明显的一例,在生殖期间双亲辛勤工作不是为了自己,而是为了养育和保护自己的后代。很多在地面营巢的鸟类,当捕食动物接近窝巢使其后代面临危险的时候,母鸟会装作一瘸一拐的样子离开鸟巢并煞有介事地把一个翅膀垂下好像已经折断,这样它就可以把捕食动物的注意力引到自己身上而使安卧巢中的一窝雏鸟安然无恙,等捕食动物的利爪快要抓到自己时它会突然放弃伪装,腾空而起,当然这样做是要冒一点风险;鸟类和哺乳动物在面临危险时,群中的一些先觉个体常常会发出尖锐刺耳的报警鸣叫声,这是一种靠增加自己的危险来换取其他个体安全的利他行为。又如,在蜜蜂、蚂蚁和白蚁等社会性昆虫中,不育的雌虫(工蜂、工蚁和兵蚁等)自己不产卵繁殖,但却全力以赴帮助自己的母亲(蜂王和蚁王)喂养自己的同胞兄弟姐妹;工蜂的自杀性螫刺也显然是以自己的性命来换取全群的利益;在蜜罐蚁的蚁群中,有些工蚁整个一生都吊在巢顶,腹部膨大得惊人(见图 36.22h),里面塞满食物,其他工蚁把它当成贮存食物的工具来利用,这些蜜罐蚁的个性显然是为了集体的利益而受到了抑制。

这些明显的利他行为用达尔文个体选择的观点是很难解释的,因为个体选择是建立在个体表现型选择的基础上,这些特性一经选择势必以更大的繁殖优势在后代中表现出来,但不育雌虫根本不能繁殖,又如何能将这些特性传递下去呢?个体选择观也无法解释其他的利他行为,因为利他行为所增进的不是利他者自身的适合度(fitness),而是其他个体的适合度。所谓适合度是衡量一个个体存活和繁殖成功机会的一种尺度,适合度越大,个体存活和繁殖成功的机会也越大。在这里,个体选择说显然遇到了不可克服的困难。

自从 J. M. Smith 明确地提出了亲缘选择(kin selection)的概念以来,人们已普遍看到了亲缘选择在解释利他行为进化中的重要作用。亲缘选择是指对彼此有亲缘关系的一个家族或家族中的成员所起的自然选择作用。亲缘选择主要是对支配行为的基因起作用,因此它所增进的不一定是个体的适合度,而是个体的广义适合度(inclusive fitness)。广义适合度与适合度不同,它不是以个体的存活和繁殖为衡量的尺度,而是指一个个体在后代中传布自身基因的能力有多大,能够最大限度地把自身基因传递给后代的个体,则具有最大的广义适合度(不一定是通过自身繁殖的形式)。实际上,亲缘选择的概念是从广义适合度的概念引申出来的,所谓亲缘选择就是选择广义适合度最大的个体,而不管这个个体的行为是否对自身的存活和繁殖有利。

应用亲缘选择的观点,动物的利他行为便能得到合理的解释,因为亲缘选择只对那些能够有效传布自身基因的个体有利。假如有一个基因碰巧能使双亲表现出利他行为,哪怕这些行为对双亲的存活不利,但只要这些行为能够导致足够数量的子代存活,那么这个利他基因就会在子代基因库中有所增加,因为子代总是复制与父母相同的基因。社会性昆虫中的不育雌虫也是这样,例如一个工蜂,由于它的父本是单倍体,所

以它同自己的姐妹之间有75%的基因是相同的(25%来自双倍体的母亲,50%来自单倍体的父亲),可见,虽然它自己不繁殖,但它帮助母亲繁殖自己的亲姐妹,比自己养育子女的广义适合度更大,因为母子之间只有50%的基因是相同的(即亲缘系数 $r=0.5$)。正是由于在同一亲缘群中的个体之间不同程度地具有共同基因,因此从亲缘选择和广义适合度的观点看,如果一个个体对同一亲缘群中的其他个体表现出利他行为也就是理所当然的了,因为这种利他行为归根结底还是对利他者传递自身的基因有利。

下面我们举一个鸟类方面利他行为的实例。在热带地区,鸟类常常生活在固定的地区,后代也很少分散,因此在左邻右舍之间常常都有一些亲缘关系。有时人们可以看到有多达5只成年松鸦同时喂养一窝小鸟的怪现象(图36.29),显然其中只能有两只是小鸟的双亲,其余3只却是外来的帮手鸟,帮手鸟有时是前一年的小鸟,现在长大了,在帮助父母喂养自己的小兄弟姐妹。这种行为的遗传学根据是,它们与自己子女之间的亲缘系数同它们与小兄弟姐妹之间的亲缘系数是相等的,即 r 都等于0.5。因此帮助父母多养育一些小鸟,同它们自己产卵繁殖,其广义适合度是一样的。所以,每当它们因某种原因而不能产卵育雏时,便前来帮助父母繁殖。此外,帮手鸟也可能是邻居,正如前面所说的,邻里之间也有亲缘关系,因此一旦有谁的巢不幸遭到了破坏而又来不及孵第二窝的话,那么弥补损失的最好办法就是去帮助邻居多喂养一些小鸟。

图36.29 松鸦的利他行为 3只成鸟同时在喂养一窝小鸟,其中必有一只成年鸟是帮手鸟(引自 Wilson,1975)

那么究竟在什么前提条件下,利他行为才会被自然选择所保存呢?假定有一个利他者用自身的死亡换取了两个以上子女的存活(与子女的亲缘系数 r 是0.5),或4个以上孙辈个体的存活(与孙辈的 r 是0.25),或8个以上曾孙辈个体的存活(与曾孙辈的 r 是0.125)……只要在这些条件下,利他者因自身死亡而损失的基因,就会由于有足够数量的亲缘个体存活而得到完全的补偿,而且还会使利他基因在基因库中的频率有所增加。也就是说,只有受益的亲缘个体所得到的遗传利益按亲缘系数的倒数(即 $1/r$)超过利他者因死亡所受到的损失时,才能增进利他者的广义适合度,这种利他行为也才能被自然选择所保存。

36.5.2 行为节律使动物的生活与环境周期变化保持同步

日夜交替和季节变化决定着动物的活动。鸟类的鸣叫是白天到来的信号,此时蝴蝶、蜻蜓和蜜蜂开始暖身,鹰隼开始在空中盘旋,松鼠和花鼠在森林中积极活动起来。黄昏时刻,日行性动物停止了活动,夜行性动物出来活动了。狐狸、飞鼠、灵猫、猫头鹰和大型蚕蛾此时完全占据了其他动物在白天所占有的生态位。随着季节的推移和日照长度的变化,动物的活动也在不断改变。春天使鸟类开始迁移,很多动物开始进行生殖。随着秋天的到来,昆虫停止了活动和生长并从人们的视野中消失。春天飞来的候鸟此时又飞向了南方。动物的这种活动节律是受地球24 h自转一圈和365天围绕太阳公转一圈所控制的。时间会使动物的行为与环境的日变化和季节变化变得协调一致。行为学家曾一度认为,动物只能对来自外部的刺激作出反应,如光的强度、温度、湿度和潮汐变化等,但实验研究证明,事情远不是这么简单,因为动物都有自己固有的行为节律。

天一黑,飞鼠(*Glaucomys volans*)就从树洞中出来开始活动了,由于它总是夜间出来活动,所以人们很难见到它,每天总是在第一缕阳光出现之前它就回洞睡觉了。飞鼠日复一日的活动总是与24 h的日周期保持一致,每天开始活动的时间就是日落的时间,这表明:光对飞鼠的活动有着直接或间接的调控作用。如果把飞鼠带入室内,使它生活在人为安排的

白天与黑夜交替的环境中，那么它也总是在夜晚活动，在白天休息。不管是安排白天 12 h，夜晚 12 h，还是安排白天 16 h，夜晚 8h，飞鼠总是在黑暗到来后不久就开始活动。如果让飞鼠生活在永恒黑暗的环境中，它仍然会日复一日地保持它固有的活动与不活动相交替的节律，而且不需要外界的启动因素。在永恒黑暗的环境中，飞鼠所表现出的活动周期从 22 h 58 min 到 24 h 21 min 不等，平均不到 24 h。由于飞鼠的活动周期并不是严格的 24 h，所以它会逐渐偏离外部环境的周期性。

飞鼠的这种大体 24 h 的活动和不活动相交替的固有节律是除细菌以外所有生物的特征，由于这种活动节律与地球自转一周的时间极为接近，所以就称为昼夜节律(ciacadian rhythm)。相邻两日开始活动时间的间距就是昼夜节律的一个周期，也称为自运周期(free-running cycle)，意思是在永恒黑暗或永恒光照的条件下，生物仍能表现出这种活动的周期性，很像是一种自动的持续振荡。

行为的昼夜节律可以从一个世代传递到另一个世代，具有很强的遗传性，它不是通过学习获得的，也几乎不受温度变化的影响。昼夜节律不仅影响着动物活动的时间安排，而且也影响动物的生理过程和代谢率。它提供了一种机制，动物就是靠这种机制与其环境保持同步的。实际上存在着两种日节律性，一个是外部环境的 24 h 节律，另一个是动物体内的昼夜节律，大体上也是 24 h。要使两种节律处于同相位，就必须有外界因素或时间调节器(time-setter)进行调节，以便使体内节律与环境节律相吻合。最明显的时间调节器是温度、光和湿度，在温带地区最主要的时间调节器是光，它可使动物的昼夜节律调整到与环境 24 h 光周期保持同步。

生活在潮间带的动物，其行为节律总是与潮汐周期保持一致。招潮蟹(*Uca* spp.)是潮间带最活跃的甲壳动物，当大潮过后的海水退到低潮线时，招潮蟹便纷纷从洞穴中出来，成群结队地在潮间带的泥质海滩上觅食和求偶；当潮水上涨，潮间带即将被海水淹没时，它们便重新躲入洞中等待下一次低潮的到来。如果把招潮蟹带进实验室，让它接受不到潮水涨落的信息，而是生活在恒温和固定光照的条件下，结果它们的日活动节律仍和生活在潮间带一样，不会发生改变(图 36.30)。潮间带每 12.4 h 就会出现一次涨潮和退潮，刚好是月球日(24.8 h)的一半。在同样恒定的环境中，招潮蟹的体色也有昼夜节律变化，即白天色深，夜晚色浅。其他的潮间带动物如各种沙滩甲壳动物、采螺和各种鱼类(鳚鱼和杜父鱼等)，其行为的节律都与潮汐周期相一致。

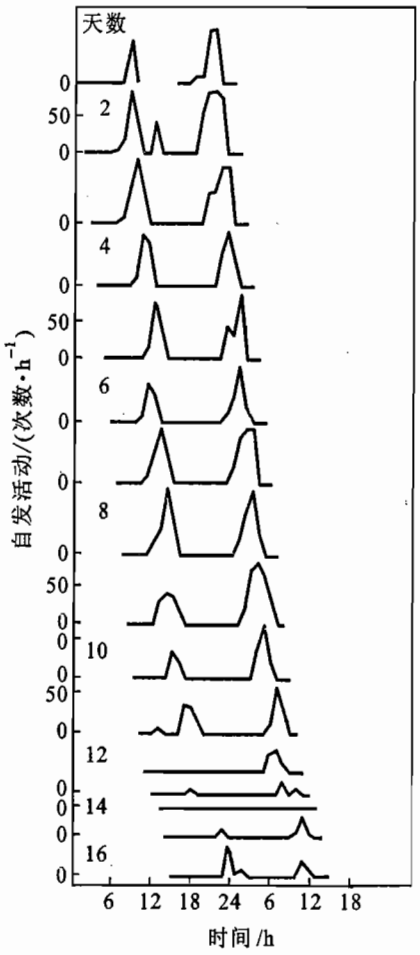


图 36.30 连续 16 天恒温(22℃)和固定光照条件下招潮蟹的潮汐节律 由于月球日比太阳日长 51 min，所以每发生一次潮汐就会推后 51 min，这样招潮蟹的活动高峰就逐日向右推移(引自 Smith，1998)

有些海洋动物的生殖活动只局限于一个特定的时期，而这个时期又与潮汐相关。这种有节律的生殖现象通常每一个月(28 天)发生一次，或者每半个月(14～15 天)发生一次。银汉鱼(*Leuretbes tenis*)和潮间蠓(*Clunio marinus*)就是这些动物的典型代表。银汉鱼总是定期到沙滩上来产卵，它们是借大潮涨潮时被送上潮间带的。它们产卵的周期性极为精确，以致它们的行为完全可以被事先预测到。实验研究表明，这种行为周期与月光密切相关。

思考题

1. 什么是行为和行为学？
2. 为什么要研究动物的行为？
3. 本能行为和学习行为有什么区别？请举例说明。
4. 请举例说明动性、趋性和固定行为型的概念。
5. 什么是印记和印记学习的敏感期？为什么说印记是一种学习类型。
6. 操作式条件反射与经典条件反射有何异同？请举例说明。
7. 为什么说顿悟是一种最高级的学习类型？
8. 激素对动物行为有什么影响？
9. 基因与行为有什么关系？举例说明。
10. 什么是信号刺激？一些蝶类翅上的大眼斑和小眼斑有什么生物学功能？
11. 动物有哪些防御对策？什么是拟态？请举例说明。枯叶蝶模拟枯叶，竹节虫模拟干树枝算不算拟态？为什么？
12. 求偶有哪些生物学意义？
13. 社群生活对动物有哪些好处？
14. 有些动物为什么要独占一块领地，它从中会得到什么好处和付出什么代价？
15. 动物都有哪些通讯方式？这些通讯方式各有什么特点？
16. 什么是利他行为？请举出几个利他行为的实例。利他行为进化的科学依据是什么？
17. 动物的行为节律都有哪些类型？动物是怎样通过行为节律适应环境的？试举出几个实例加以说明。

参考文献

绪论

戴尧仁主编. 现代生物学概论. 北京:中国广播电视大学出版社,1990.

李宝健主编. 面向21世纪生命科学发展前沿. 广州:广东科技出版社,1996.

Gerald Karp 著. 分子细胞生物学. 第3版. 王喜忠等译. 北京:高等教育出版社,2005.

坎贝尔等著. 生物学导论. 第2版. 吴相钰等译. 北京:高等教育出版社,2006.

Campbell N A, Mitchell L G, Reece J B. Biology: Concepts and Connections. 3rd ed. Menlo Park: Benjamin Cummings Publishing Company, Inc, 2000.

Campbell N A, Reece J B. Biology. 6th ed. Menlo Park: Benjamin Cummings Publishing Company, Inc, 2002.

Collins F S, *et al*. 破解生命的密码. 科学, 2000, (3): 17-21.

Postlethwait J H, Hopson J L. The Nature of Life. Boston: McGraw-Hill Companies, Inc, 1989.

Purves W K, Orian G H, Heller H C. Life: The Science of Biology. 4th ed. Sunderland: Sinauer Associates, Inc, 1995.

Starr C. Biology. 3rd ed. Belmont: Wadsworth Publishing Company, 1997.

Wilson E O. 环境——人类21世纪瓶颈. 科学, 2002, (5): 62-80.

第1篇

布坎南等. 植物生物化学与分子生物学. 瞿礼嘉等译. 北京:科学出版社,2004.

曹宗巽,吴相钰. 植物生理学. 北京:高等教育出版社,1980.

坎贝尔等著. 生物学导论. 第2版. 吴相钰等译. 北京:高等教育出版社,2006.

汪堃仁,薛绍白,柳慧图. 细胞生物学. 第2版. 北京:北京师范大学出版社,1998.

吴相钰等编译. 生物科学(第二册). 北京:北京出版社,2000.

翟中和,王喜忠,丁明孝. 细胞生物学. 北京:高等教育出版社,2000.

Alberts B, Johnson A, Lewis J, *et al*. Molecular Biology of the Cell. 4th ed. New York: Garland Publishing Inc, 2002.

Campbell N A, Mitchell L G, Reece J B. Biology: Concepts and Connections. 3rd ed. Menlo Park: Benjamin Cummings Publishing Company, Inc, 2000.

Campbell N A, Reece J B, Mitchell L G. Biology. 5th ed. Menlo Park: Benjamin Cummings Publishing Company, Inc, 1999.

Garrett R H, Grisham C M. Biochemistry. 影印版. 第2版. 北京:高等教育出版社,1999.

Karp G. Cell and Molecular Biology: Concepts and Experiments. 3rd ed. New York: John Wiley & Sons, Inc, 2002.

Lodish H, Berk A, Matsudaira P, *et al*. Molecular Cell Biology. 5th ed. New York: W H Freeman and Company, 2004.

Raven P H, Johnson G B. Biology. 影印版. 6th ed. 北京:清华大学出版社,2002.

Postlethwait J H, Hopson J L. The Nature of Life. Boston: McGraw-Hill Companies, Inc, 1989.

Stryer L. Biochemistry. 4th ed. New York: W H Freeman and Company, 1995.

第2篇

北京师范大学等. 人体组织解剖学. 北京:人民教育出版社,1981.

陈守良. 动物生理学. 第3版. 北京:北京大学出版社,2005.

陈守良. 人类的性、生育与健康. 北京:北京大学出版社,2005.

陈守良等. 人类生物学. 北京:北京大学出版社,2001.

樊启昶,白书农. 发育生物学原理. 北京:高等教育出版社,2002.

王重庆. 分子免疫学基础. 北京:北京大学出版社,1997.

许世彤等. 性科学与性教育. 第2版. 北京:高等教育出版社,2004.

杨安峰. 脊椎动物学. 修订版. 北京:北京大学出版社,1992.

中国营养学会. 中国居民膳食指南. 拉萨:西藏人民出版社,2008.

Bell G H, Smith D E, Paterson C R. Textbook of Physiology. Edingburgh: Churchill Livingstone, 1980.

Bloom W, Fawcett D W. A Textbook of Histology. Philadelphia: Saunders College Publishing, 1975 .

Campbell N A, Mitchell L G, Reece J B. Biology: Concepts and Connections. 3rd ed. Menlo Park: Benjamin Cummings Publishing Company, Inc, 2000.

Chiras D D. Human Biology. St Paul: West Publishing, 1991.

Dewitt W. Human Biology. Scott: W H Freeman and Company, 1989.

Eckert R. Animal Physiology. New York: W H Freeman and Company, 1988.

Evans C L. Principles of Human Physiology. London: Churchill Livingstone, 1946.

Gortner R A. Outlines of Biochemistry. New York: John Wiley & Sons, Inc, 1944.

Graaff Van De K M, Crawley J L. A Photographic Atlas for the Anatomy and Physiology Laboratory. Gleenwood: Morton Publishing Company, 1994.

Guyton A C. Human Physiology and Mechanisms of Disease. Philadelphia: Saunders College Publishing, 1992.

Junqueira L C, Carneiro J. Basic Histology. 8th ed. New York: Appleton & Lange, 1995.

Kandel E R, Schwartz J H, Jessell T M. Principles of Neural Science. Boston: McGraw-Hill Companies, Inc, 2001.

Keynes R D, Aidley D J. Nerve and Muscle. Cambridge: Cambridge University Press, 1981.

Levine J S, Miller K R. Biology. Lexington: D C Health and Company, 1991.

Lewis R. Life. New York: WCB/McGraw-Hill Companies, Inc, 1998.

Little R C. Physiology of the Heart and Circulation. Chicago: Year Book Medical Publishers, 1985.

Luciano D S, Vander A J, Sherman J H. Human Function and Structure. New York: McGraw-Hill Companies, Inc, 1978.

Mader S S. Human Biology. Dubuque: Brown Publishers, 1995.

Marieb E N. Human Anatomy and Physiology. Redwood City: The Benjamin Cummings Publishing Company, 1995.

Newman H H. Outlines of General Zoology. New York: Macmillan, 1924.

Raven, P H, Johnson G B. Biology. New York: WCB/McGraw-Hill Companies, Inc, 1999.

Roberts M B V. Biology for Life. London: Walton-on-Thames Nelson, 1982.

Ruch T C, Fulton J F. Medical Physiology and Biophysics. Philadelphia: Saunders College Publishing, 1960 .

Schmidt-Nielsen K. Animal Physiology. Cambridge: Cambridge University Press, 1990.

Sherman I W, Sherman V G. Biology: A Human Approach. Oxford: Oxford University Press, 1989.

Singer S H, Hilgard R. The Biology of People. New York: W H Freeman and Company, 1978.

Starr C, McMillan B. Human Biology. Belmont: Wadsworth Publishing Company, 1995.

Thews G, Vaupel P. Autonomic Functions in Human Physiology. Berlin: Springer-Verlag, 1985.

Vander A J, Sherman J H, Luuciano D S. Human Physiology. New York: McGraw-Hill Companies, Inc, 1975.

Wilson J A. Principle of Animal Physiology. New York: Macmillan Publishing Co, 1979.

第3篇

布坎南等. 植物生物化学与分子生物学. 瞿礼嘉等译. 北京: 科学出版社, 2004.

曹宗巽, 吴相钰. 植物生理学. 北京: 高等教育出版社, 1980.

高信曾. 植物学. 北京: 高等教育出版社, 1986.

吴相钰等编译. 生物科学(第二册). 北京: 北京出版社, 2000.

杨继等. 植物生物学. 北京: 高等教育出版社, 1999.

周云龙. 植物生物学. 第2版. 北京: 高等教育出版社, 2004.

Campbell N A, Mitchell L G, Reece J B. Biology: Concepts and Connections. 3rd ed. Menlo Park: Benjamin Cummings Publishing Company, Inc, 2000.

Campbell N A, Reece J B. Biology. 6th ed. Menlo Park: Benjamin Cummings Publishing Company, Inc, 2002.

Mauseth J D. Botany: An Introduction to Plant Biology. Philadelphia: Saunders College Publishing, 1991.

Raven P H , Evert R F, Eichhorn S E. Biology of Plants. 4th ed. New York: Worth Publishers, Inc, 1986.

Raven P H, Johnson G B. Biology. 6th ed. New York: McGraw-Hill Companies, Inc, 2002.

Taiz L, Zeiger E. Plant Physiology. 2nd ed. Sunderland: Sinauer Associates Inc, 1988.

第 4 篇

丹尼斯 C,加拉格尔 R. 人类基因组——我们的 DNA. 林侠等译. 北京:科学出版社,2003.
戴灼华,王亚馥,粟翼玟. 遗传学. 第 2 版. 北京:高等教育出版社,2008.
全国科学技术名词审定委员会. 遗传学名词. 第 2 版. 北京:科学出版社,2006.
王镜岩,朱圣庚,徐长法. 生物化学. 第 3 版. 北京:高等教育出版社,2002.
吴乃虎. 基因工程原理. 第 2 版. 北京: 科学出版社,1998.
赵寿元,乔守怡. 现代遗传学. 第 2 版. 北京:高等教育出版社,2008.
坎贝尔等著. 生物学导论. 第 2 版. 吴相钰等译. 北京:高等教育出版社,2006.
[英]遗传学进展编辑部. TIG 遗传命名指南. 王金发等译. 北京:科学出版社,2000.
Campbell N A, Reece J B. Biology. 6th ed. Menlo Park: Benjamin Cummings Publishing Company, Inc, 2002.
Griffiths A J F, *et al*. Introduction to Genetic Analysis. 8th ed. New York: W H Freeman and Company, 2005.
Snustad D P, Simmons M J. Principles of Genetics. 3rd ed. New York: John Wiley & Sons, Inc, 2003.

第 5 篇

鲍文奎. 八倍体小黑麦育种与栽培. 贵阳:贵州人民出版社,1977.
鲍文奎. 小麦的演化与物种的人工合成. 见:纪念达尔文逝世一百周年学术讨论会纪念论文选编. 北京:科学出版社,1983. 53-59.
陈世骧. 进化论与分类学. 第 2 版. 北京:科学出版社,1987.
达尔文 F. 达尔文生平及其书信集(二卷本). 叶笃庄,孟光裕译. 北京:生活、读书、新知三联书店,1957.
达尔文著. 物种起源. 周建人,叶笃庄,方宗熙译. 北京:商务印书馆,1991.
樊启昶,白书农. 发育生物学原理. 北京:高等教育出版社,2002.
迈尔 E 著. 生物学思想的发展,多样性,进化与遗传. 刘珺珺等译. 长沙:湖南教育出版社,1990.
彭奕欣,黄诗笺. 进化生物学. 武汉:武汉大学出版社,1997.
王亚辉. 未来生物学中遗传发育和进化的理论综合. 见:面向 21 世纪生命科学发展前沿. 广州:广东科技出版社,1996. 347-363.
张昀. 前寒武纪生命演化与化石记录. 北京:北京大学出版社,1989.
张昀. 生物进化. 北京:北京大学出版社,1998.
Allgere C J, Schneider S H. 地球的演化. 科学,1995(2):23-31.
Becker C. 大碰撞=大灭绝. 科学,2002(6):60-66.
Campbell N A, Mitchell L G, Reece J B. Biology: Concepts and Connections. 3rd ed. Menlo Park: Benjamin Cummings Publishing Company, Inc, 2000.
Chen S S. Variation, Evolution and Heredity of Goldfish. Peking. Nat Hist Soc Bull, 1927, I: LII-LVI.
Could S J. 地球上生命的进化. 科学,1995(2):41-48.
Dobzhaneky T, *et al*. Evolution. San Francisco: W H Freeman and Company, 1977.
Duellman W E. 蛙类的繁殖战略. 科学,1992(11):58-52.
Duvo E D. 复杂细胞的诞生. 科学,1996(8):8-15.
Erwin D H. 大规模生物灭绝之母. 科学,1996(11):28-35.
Gould S. Ever since Darwin. New York: W W Norton, 1977.
Grant P R. 自然选择与达尔文雀. 科学,1992(2):36-42.
Grant V. The Origin of Adaptation. New York: Columbia University Press, 1963.
Knoll A H. 元古宙末. 科学,1992(2):19-27.
Kring D A, Durda D D. 火烧地球村. 科学,2004(2):40-47.
Levinton J S. 动物进化的大冲击. 科学,1993(3):35-43.
Mayr E. Population, Species and Evolution. Cambridge: Harvard Universifty Press, 1977.
Mayr E. 达尔文对现代思想的影响. 科学,2000(10):36-39.
Motani R. 侏罗纪海洋的统治者. 科学,2001(3):20-27.

Padian K, Chiappe l M. 鸟类及其飞行的起源. 科学, 1998(5):6-15.
Pfenning D W, *et al*. 亲属识别. 科学, 1995(10):34-41.
Purves W K, Orians G H, Heller H C. Life: The Science of Biology. 4th ed. Sunderland: Sinauer Associates Inc, 1995.
Ronshaugen M, *et al*. Hox protein mutation and macroevolution of the insect body plan. Nature, 2002, 415(21).
Rutowski R L. 蝴蝶的交配策略. 科学, 1998(10):26-31.
Starr C. Biology. 3rd ed. Belmont: Wadsworth Publishing Company, 1997.
Stiaseny L T. 裂谷湖的丽鱼科鱼. 科学, 1999(5):14-19.
Strickberger M W. Evolution. 2nd ed. Sudbury: Jones and Bartlett Publishers, 1995.
Waal F B M. 本性与环境之争的终结. 科学, 2000(3):22-24.

第6篇

北京大学生命科学学院编写组. 生命科学导论. 北京:高等教育出版社, 2000.
陈守良等. 人类生物学. 北京:北京大学出版社, 2001.
陈守良, 葛明德. 人类生物学十五讲. 北京:北京大学出版社, 2007.
陈阅增主编. 普通生物学——生命科学通论. 北京:高等教育出版社, 1997.
达尔文著. 人类的由来. 潘光旦, 胡寿文译. 北京:商务印书馆, 1983.
高信曾. 植物学(形态、解剖部分). 北京:高等教育出版社, 1987.
赫胥黎. 人类在自然界的位置(中译本). 北京:科学出版社, 1971.
胡适宜. 被子植物胚胎学. 北京:高等教育出版社, 1982.
胡玉佳. 现代生物学. 北京:高等教育出版社, 1999.
江静波. 无脊椎动物学. 第3版. 北京:高等教育出版社, 1995.
坎贝尔等著. 生物学导论. 第2版. 吴相钰等译. 北京:高等教育出版社, 2006
李星学. 植物界的发展和演化. 北京:科学出版社, 1981.
李正理等. 植物解剖学. 北京:高等教育出版社, 1983.
利基 R. 人类的起源. 吴汝康, 吴新智, 林圣龙译. 上海:上海科学技术出版社, 1995.
刘凌云, 郑光美. 普通动物学. 第3版. 北京: 高等教育出版社, 1997.
罗默. 脊椎动物的身体. 杨白仑译. 北京:科学出版社, 1985.
任淑仙. 无脊椎动物学. 第2版. 北京:北京大学出版社, 2007.
沈萍, 陈向东. 微生物学. 第2版. 北京:高等教育出版社, 2006.
生物网站:Bioclass. cn/QQ:249937286, 2005.
夏武平等. 中国动物图谱 兽类. 北京:科学出版社 1964.
韦贝尔著. 昆虫学纲要. 忻介六, 刘钟钰译. 北京:高等教育出版社, 1984.
王所安, 和振武. 动物学专题. 北京:北京师范大学出版社, 1991.
许崇任, 程红. 动物生物学. 第2版. 北京:高等教育出版社, 2008.
吴汝康. 古人类学. 北京:文物出版社, 1989.
杨安峰, 程红. 脊椎动物比较解剖学. 北京: 北京大学出版社, 1999.
杨安峰. 脊椎动物学. 修订本. 北京: 北京大学出版社, 1992.
杨继等. 植物生物学. 北京:高等教育出版社, 1999.
张景钺, 梁家骥. 植物系统学. 北京:人民教育出版社, 1978.
张昀. 生物进化. 北京:北京大学出版社, 1998.
郑光美. 鸟类学. 北京:北京师范大学出版社, 1995.
周德庆. 微生物学教程. 第2版. 北京:高等教育出版社, 2002.
Barnes R D. Invertebrate Zoology. 5th ed. Philadelphia: Saunders College Publishing, 1987.
Begum D R. 猿类统治的星球. 科学, 2003(10):62-71.
Bloumenschine R J, Cavallo J A. 吃尸体与人类进化. 科学, 1993(2):47-57.
Campbell N A, Mitchell L G, Reece J B. Biology: Concepts and Connections. 2nd ed. Menlo Park: Benjamin Cummings Publishing Company,

Inc,1997.

Campbell N A,Mitchell L G,Reece J B. Biology: Concepts and Connections. 3rd ed. Menlo Park: Benjamin Cummings Publishing Company,Inc,2000.

Campbell N A. Biology. 4th ed. Menlo Park: Benjamin Cummings Publishing Company,Inc,1996.

Cox P A,*et al.* 用种族植物学方法开发药物,科学,1994(10):53-58.

Donald V,Judith G V. Biochemistry. New York: John Wiley & Sons,Inc,1990.

Engemann J G, Hegner R H. Invertebrate Zoology. 3rd ed. New York:Macmillan Publishing Co,1981.

Hackman R H. The integument of arthropods. *In* Florkin M and Scheer B T(Eds): Chemical Zoology. Vol 6. New York: Pt B Academic Press,1971.

Harris C L. Concepts in Zoology. New York:HarperCollins Publishing,Inc,1992.

Hickman C P,Roberts L S,Hickman F M. Biology of Animals. 6th ed. Dubuque:Wm C Brown Publisher,1994.

Hickman C P,*et al.* Integrated Principles of Zoology. 12th ed. Boston: McGraw-Hill Companies,Inc,2004.

Hildebrand M. Analysis of Vertebrate Structure. 2nd ed. New York: John Wiley & Sons,Inc,1982.

Jurd R D. Animal Biology. New York: BIOS Scientific Publishers Limited,1997.

Kent G C. Comparative Anatomy of the Vertebrates. 6th ed. St Louis: Times Mirror/Mosby College Publishing,1987.

Kluge A T,*et al.* Chordate Structure and Function. 2nd ed. New York: Macmillan Publishing & Collier Macmillan Publishers,1977.

Lewin R,Foley R A. Principles of Human Evolution. 2nd ed. Malden: Black-Well,2004.

Mader S S. Biology. 7th ed. New York: McGraw-Hill Higher Education,2001.

Mader S S. Inquiry into Life. 7th ed. Dubuque: Wm C Brown Publisher,1994.

Milton K. 食物和灵长类的进化. 科学,1993(12):47-56.

Pei W C. An account of the discovery of an adult Sinanthropus skull in the Choukoutien deposit. Bulletin of the Geological Society of China; 8(1929),3,203-205.

Postlethwait J H,Hopeon J L. The Nature of Life. New York: McGraw-Hill Companies,Inc,1989.

Prescott L M,Harley J P,Klein D A. Microbiology. 2nd ed. Dubuque:Wm C Brown Publisher,1993.

Prescott L M,Harley J P,Klein D A. Microbiology. 6th ed. Boston: McGraw-Hill Companies,Inc,2005.

Purves W K,Orians G H,Heller H C, *et al.* Life: The Science of Biology. 5th ed. Sunderland: Sinauer Associates, Inc,1998.

Romer A S, Parsons T S. The Vertebrate Body. 5th ed. Philadelphia: W S Saunders Company,1977.

Starr C. Biology. 3rd ed. Belmont: Wadsworth Publishing Company,1997.

Starr C. Biology: Concepts and Applications. Belmont: Wadsworth Publishing Company,1991.

Stein P L,Rowe B M. Physical Anthropology. 6th ed. New York: McGraw-Hill Companies,Inc,1996.

Storer T I,*et al.* General Zoology. 6th ed. New York: McGraw-Hill Companies,Inc, 1979.

Tamplin J W,*et al.* Introductory Zoology Laboratory Guide. 2nd ed. Morton Publishing Company,1997.

Tatlersall I. 我们人类曾经并不孤独. 科学,2004(5):8-14.

Thorne A G,Wolpot A H. 人类的多区进化. 科学,1992(3):11-17.

Torry T W,Feduccia A. Morphogenesis of the Vertebrates. 4th ed. New York: John Wiley & Sons,1979.

Welsch U. Storch V. Comparative Animal Cytology & Histology. Washington: University of Washington Press,1976.

Whifen A,Boesch C. 黑猩猩的文化. 科学,2001(4):32-39.

Wilson A C,Cann R L. 现代人类起源于非洲. 科学,1992(3):1-10.

Woal F B M. 倭黑猩猩的性和社会. 科学,1995(7):30-37.

Wolff R G. Functional Vertebrate Anatomy. Toronto:D C Heath and Company,1991.

Wong K. 谁是人类的祖先. 科学,2003(4):48-57.

Young J Z. The Life of Vertebrates. 3rd ed. Oxford: Clarendon Press,1981.

第 7 篇

蔡晓明. 生态系统生态学. 北京:科学出版社,2000.

戈峰. 现代生态学. 北京:科学出版社,2002.

何兴元. 应用生态学. 北京:科学出版社,2004.
尚玉昌. 普通生态学. 第2版. 北京:北京大学出版社,2002.
尚玉昌. 动物行为学. 北京:北京大学出版社,2005.
史密斯. 生态学原理和野外生物学. 李建东等译. 北京:科学出版社,1988.
孙儒泳. 动物生态学原理. 第3版. 北京:北京师范大学出版社,2001.
Alcock J. Animal Behavior. 7th ed. Sunderland: Sinauer Associates Inc,2001.
Drickmer L C. Animal Behavior. New York: McGraw-Hill Companies,Inc,2002.
Goodenough J,Mcquire B, Wallace A. Perspectives on Animal Behavior. New York: John Wiley & Sons,Inc,1993.
Grier J W,Burk T. Biology of Animal Behavior. 2nd ed. St Louis: Mosby Year Book,Inc,1992.
Keith L B. Some features of population dynamics in mammals. Proc Inter Came Biol Stockholm,1974,11:17-58.
Krebs C J. Ecology. 4th ed. New York: HarperCollins College Publishers,1994.
Mcfarland D. Animal Behavior. Menlo Park: The Benjamin Cunmings Publishing Company,Inc,1985.
Ricklefs R E. Miller G L. Ecology. 4th ed. New York:W H Freeman and Company,1990.
Smith R L. Ecology and Field Biology. 5th ed. New York:HarperCollins College Publishers,1996.
Smith R L. Smith T M. Elements of Ecology. Menlo Park:Addison Wesley Longman,1998.
Teal J M. Energe Flow in the Salt Marsh Ecosystem of Georgia. Ecology,1962,43:614-624.
Whittacker R H. Communities and Ecosystems. 2nd ed. New York:McMillan Publishing Co,1975.
Wilson E O. Sociobiology. 25th ed. Cambridge,Mass: Belknap Press of Harvard University,2000.

索　引

ABO 血型系统　122
ATP　54
ATP 合酶　39,66
ATP 酶　55
ATP 循环　55
B 淋巴细胞　146
CAM 植物　77
C_3 植物　75
C_4 植物　76
DNA 复制　273
DNA 连接酶　273,298
E. 达尔文　319
EB 病毒　375
G 蛋白　49,50
G_0 期　80
G_0 期细胞　84
G_1 期　84
G_2 期　84
K 对策　448
Rh 血型系统　123
Rh 因子　123
RNA 剪接　290
RNA 聚合酶　275
RNA 世界假说　368
r 对策　447
S 期　84
T 淋巴细胞　146
X 连锁显性遗传　266
Y 连锁遗传　266
α 螺旋　24
α-酮戊二酸　65

A

阿尔瓦雷兹　353
阿法南猿　7
阿莱姆塞吉德　424
阿舍利　427
癌基因　312
癌症　312
艾弗里　271
艾滋病　204
氨化细菌　239
氨基酸　22
奥杜威　427
奥陶纪　350

B

巴斯德　150
白粉菌　390
白洛嘉　172
白色体　39
白细胞　119
班廷　158
板块　351
半保留复制　273
半不连续复制　274
半规管　182
半透膜　58
伴胞　218
伴性遗传　264
膀胱　138
包膜　374
包膜粒　374
孢蒴　385
孢子　383
孢子体　225,383
孢子叶　386
胞间层　43,82
胞间连丝　43
胞嘧啶　26
胞内消化　111
胞体　162
胞吐　62
胞吞　62
胞外基质　44
胞外消化　111
胞芽　384
胞芽杯　384
胞饮　62
胞质分裂　80
胞质环流　41
胞质融合　389
饱和脂肪酸　21
保持系　334
保卫细胞　217,234
鲍氏南猿　422
鲍文奎　342
北京人　427
贝次拟态　483
贝尔纳　103
贝格尔　7,319
贝斯特　158
被动转运　58
被小窝　62
被子植物　214,384
本能　477
必需氨基酸　108
必需元素　236
臂间倒位　308
臂内倒位　308
边材　223
鞭毛　31,42,370
变态反应　151
变形虫　4
变性　24
标志重捕法　444
表皮　217
表型　256
表型分类　359
丙糖　19
丙酮酸　64
柄细胞　386
病毒　3
病毒癌基因　312
病毒粒子　375
波形蛋白　42
玻璃体　178
博韦里　261
薄壁细胞　218
薄壁组织　217
补体蛋白质　144
捕食现象　437
不饱和脂肪酸　21
不均等的存活　355
不完全蛋白质　108
不完全花　225
不完全连锁　267
不完全显性　259
不孕症　211

C

蔡斯　272

操纵基因 286
操纵子 285
操作式条件反射 480
糙面内质网 35
草履虫 378
草酰乙酸 65
草原古马 323
侧生分生组织 220,223
测交 256
测序 306
产囊菌丝 390
产囊体 390
长臂猿 417
长臂猿科 418
长匐枝 216
长日植物 248
长散在重复序列 307
常染色体 87,263
超分子 57
超科 4
超滤 139
超滤液 127
超速离心机 30
沉积型循环 472
沉降系数 30
陈楔 325
成膜体 82
成纤维细胞 86
赤潮 379
赤道面 81
赤霉素 245
出生率 442
初(生)古菌门(界) 372
初级精母细胞 200
初级卵母细胞 200
初级生产量 465
初生壁 43
初生分生组织 221
初生生长 220
除草剂 247
处女膜 199
穿孔蛋白 148
传出神经 167
传粉 227
传染性蛋白质颗粒 280
传入神经 167
垂体 154
垂直进化 355
锤骨 181
纯合体 256
纯种 253
雌二醇 160
雌激素 160
雌配子体 384
雌球果 386
雌蕊 225
雌生殖托 384
雌酮 160
雌雄同株的 225
雌雄异株的 225
次级精母细胞 200
次级卵母细胞 201
次级生产量 467
次生壁 43
次生生长 220
次生演替 459
刺 216
刺突 374
粗肌丝 191
粗山羊草 342
粗线期 89
粗壮南猿 422
促蛋白合成类固醇 22
促黑激素 156
促红细胞生成素 121
促激素 156
促甲状腺激素 156
促卵泡激素 156
促肾上腺皮质激素 156
促性腺激素 156
催产素 156
催乳素 156

D

达尔文 318,416
达特 423
大孢子 384
大孢子囊 384
大肠 111
大分子 18
大量元素 236
大陆漂移学说 351
大脑 166
大脑皮质 166
大脑皮质躯体感觉区 173
大脑皮质运动区 173
大突变 358
大猩猩 417
大猩猩亚科 418
大阴唇 199
代谢率 107
单倍体 383
单核苷酸多态性 306
单核细胞 120
单基因病 310
单克隆抗体 150
单糖 19
单体 18
单性花 225
单一起源学说 434
单子叶植物 216
担孢子 390
担子 390
担子果 390
担子菌 389
胆固醇 22
胆汁 114
蛋白激酶 50
蛋白聚糖 44
蛋白磷酸酶 50
蛋白质 18
刀豆氨酸 249
导管分子 218
倒位 308
等长收缩 193
等渗溶液 58
等位基因 256
等位基因频率 328
等张收缩 193
镫骨 181
低渗溶液 58
笛卡尔 169
底物 55
底物水平磷酸化 64
底物专一性 55
地壳 351
地幔 351
地钱 384
地衣 392

递质 165
第二信使 50
第二信使假说 153
颠换 281
点断平衡 342
点突变 281
电负性 14
电化学势梯度 60
电子 12
电子传递链 64,66
电子显微镜 30
淀粉 20
凋亡 91
雕齿兽 323
叠层石 348
丁糖 19
顶端优势 216
顶复门 378
顶复体 378
顶极群落 461
顶体 206
顶芽 216
定向选择 333
冬虫夏草 390
动力蛋白类 40
动粒 80,83,87
动粒微管 81
动粒纤维 83
动脉粥样硬化 128
动物界 5
动物行为学 476
动性 477
动作电位 162
窦房结 125
独立分配定律 257
独征 359
端粒 87
短串联重复 308
短日植物 248
短散在重复序列 307
断裂基因 289
顿悟学习 483
多倍体 309
多倍体细胞 84,341
多地域起源假说 430
多基因遗传 260
多基因遗传病 311
多聚体 18
多能干细胞
多年生植物 220
多肽 24
多糖 18
多效性 260

E

厄罗宁人 421
恶性肿瘤 312
萼片 225
耳蜗 181
二倍体 383
二分分裂 79
二级结构 24
二价体 89
二年生植物 220
二肽 24
二噁英 247

F

发育 2,220
发育差时 358
番茄红素 39
翻译 277
反刍哺乳动物 117
反馈 103
反密码子 275
反射 112,169
反射弧 169
反转录 280
反转录病毒 374
反转录酶 280,299,375
泛古陆 351
房室结 125
房室束 125
房水 178
纺锤体 80,83
放能反应 53
放射性核素测定法 346
放射性同位素 13
放线菌 368
非极性 14
非竞争性抑制剂 56
非孟德尔式遗传 269
非密度制约因子 451
非随机交配 329
非整倍体 309
非洲大猿 418
非洲南猿 422
非组蛋白 34
肺活量 131
肺泡 130
肺循环 123
分辨力 29
分化 91
分级分离 30
分节运动 114
分解者 6
分类阶元 4
分类学 358
分离 255
分离定律 257
分裂间期 80
分裂选择 333
分泌 139
分泌期 203
分娩 211
分散重复序列 307
分生孢子 390
分生组织 217
分支 421
分子克隆 296
分子杂交 346
分子钟 347
粉管细胞 386
佛得角群岛 7,319
辅酶 56
辅因子 56
辅助性T淋巴细胞 148
腐殖质 237
负反馈 103
负选择压 331
附睾 197
附着器 214
复等位基因 260
复果 228
复眼 177
复制起点 79,273,300
副交感神经 167
腹式呼吸 130

G

钙调蛋白 50

干扰素 145
干细胞 93
甘氨酸 22
甘油三酯 21
杆菌 369
肝 114
感觉 176
感觉神经 167
感受器 169
冈弗林特 368
冈崎片段 273
岗瓦那古陆 352
纲 4
肛门 112
高果糖玉米糖浆 19
高能磷酸键 54
高渗溶液 58
高血压 127
睾酮 49,159
睾丸 159
格里菲思 271
个体 3
根冠 220
根瘤 239
根压 234
根状茎 216
庚糖 19
宫内节育器 205
巩膜 178
共价键 14
共同由来学说 320
共显性 260
共衔征 359
沟鞭藻 379
古德尔 419
古生代 350
古细菌 5,368
古细菌域 5,371
古真核生物 376
骨 98
骨骼肌 98
骨骼系统 100
骨髓 145
骨质疏松症 190
鼓膜 181
固氮菌 238
固氮作用 238
固定行为型 478
关节 189
观察 7
冠状动脉 125
管胞 218
光饱和点 77
光反应 71
光合磷酸化 74
光合膜 39,70
光合作用 70
光呼吸 76
光面内质网 35
光能异养型 371
光能自养型 371
光系统 72
光学显微镜 29
光周期 248
光周期现象 437
光子 72
胱氨酸尿症 60
广(域)古菌门(界) 372
广义适合度 494
硅肺 134
硅藻 379
鬼笔环肽 42
果糖 19
过度肥胖 110
过敏反应 151
过氧化物酶体 40

H

哈达 424
哈迪-温伯格平衡 328
哈里斯 154
海带 380
海德堡人 422
海克尔 4
海绵组织 217
海莴苣,Ulva 382
海藻 380
含氮碱基 26
寒武纪 350
寒武纪爆发 350
合成期 84
合子 225,256,383
核被膜 32
核苷酸 25
核基质 34
核壳 374
核孔 32
核孔蛋白 32
核孔复合体 32
核酶 57,367
核仁 34
核仁组织者 34
核融合 389
核酸 18,25
核糖 26
核糖核酸 25
核糖体 35
核糖体 RNA 275
核酮糖二磷酸 75
核酮糖二磷酸羧化酶/加氧酶 75
核外遗传 268
核纤层 32
核纤层蛋白 32,42,83
核小体 34,287
核型 88
核质 34
核周腔 32
褐藻 380
褐藻门 379
赫尔希 272
赫胥黎 7,416
黑根霉 389
黑猩猩 417
红细胞 119
红藻 380
红藻门 379
宏进化 327
虹膜 178
喉 130
后期 80
后兽亚纲 352
后随链 274
厚壁细胞 219
厚壁组织 217
厚角细胞 219
厚角组织 217
呼吸 130
呼吸系统 100
弧菌 369

胡克 29,320
琥珀酸 65
互惠共生 439
花瓣 225
花粉 384
花粉败育株 335
花粉管 384
花粉粒 91,226
花色素苷 38
花药 225
花柱 225
华莱士 320
化能异养型 372
化能自养型 371
化石 322,345
化石纪录 322
化学感受性 184
化学能 53
化学渗透 67
化学势 59
环 AMP 50
环境 435
环境容纳量 447
环行皱褶 115
缓冲剂 15
黄素腺嘌呤二核苷酸 65
黄体 202
黄体生成素 156
恢复系 334
回交 256
惠特克 4
活化能 55
活性部位 55
火丝菌 389
获得性免疫缺陷综合征 204
获得性遗传 319
霍乱弧菌 369
霍普金斯 108

J

肌动蛋白丝 41
肌节 191
肌球蛋白丝 191
肌肉系统 100
肌肉组织 97
肌丝滑行学说 191
肌纤维 191
肌原纤维 191
基本生态位 455
基本组织系统 217
基础代谢率 107
基底膜 181
基粒 39,70
基膜 97
基体 43
基因 253
基因表达 284
基因调控 284
基因克隆 296
基因库 328
基因流 329
基因频率 328
基因图 268
基因文库 300
基因治疗 303
基因组 374
基因组学 306
基质 39,70
基足 385
激素 152
吉姆萨染色法 88
级联 50
极微管 80
极纤维 83
极性分子 14
集流 59,235
集群分布 444
集群性灭绝 353
集团运动 116
己糖 19
脊神经 167
脊髓 167
脊索中胚层 207
嵴 39,351
寄生 439
寄生植物 239
加拉帕戈斯地雀 320
加拉帕戈斯群岛 7,319
荚膜 31,370
甲壳纲 358
甲藻门 379
甲状旁腺 154
甲状旁腺素 157
甲状腺 154
贾第虫 376
嫁接 229
间隙连接 45
间歇期 80
兼性厌氧生物 68
减数分裂 89
检控点 85
检验 7
渐进的物种形成过程 340
匠人 421
降钙素 157
交叉结 90
交叉遗传 264
交感神经 167
交换 90
交配型 389
胶原 44
胶原蛋白 24
椒花蛾 330
角蛋白 42
角膜 178
角质膜 214
酵母菌 390
接合孢子 389
接合菌 389
接穗 230
接种疫苗 150
节 216
节间 216
结缔组织 97
结构基因 286
姐妹染色单体 89
界 4
金黄色葡萄球菌 369
金鲫 325
金丝猴 417
金鱼 325
金藻门 379
紧密连接 45
近交 333
近视 179
近似昼夜节律 247
进化 2
进化距离 346
进化论 318

进化趋势 355
进化支 359
经典条件反射 479
晶状体 178
精囊 198
精液 198
精子 197,225
精子发生 200
精子囊 390
精子器 384
颈卵器 385
警戒色 483
竞争关系 438
竞争排斥原理 458
竞争性抑制剂 56
静息膜电位 163
旧世界猴 417
居间分生组织 220
居维叶 319
巨噬细胞 144
聚合果 228
聚合酶链反应 297
卷尾猴 417
卷须 217
蕨 385
蕨类植物 214,383
均匀分布 444
菌根 238
菌落 370
菌毛 31,370
菌丝 389
菌丝体 389

K

卡尔文 75
卡尔文循环 75
凯氏带 233
坎农 103
抗 Rh 凝集素 122
抗癌基因 313
抗毒素 373
抗利尿激素 141
抗生素 56,369
抗体分子 148
抗体介导的免疫应答 146
抗维生素 D 佝偻病 266
抗血清 374
抗原 146
科 4
颗粒遗传 259
壳多糖 389
壳粒 374
可变数目串联重复 308
可兴奋细胞 162
克里克 26,270
克罗马农人 429
空球藻 376
恐龙 353
口服避孕药 205
口腔 111
口针 236
枯草芽孢杆菌 369
块根 229
块茎 216
矿物质 108
昆虫纲 356
扩散 58
阔鼻猴次目 417

L

拉马克 319
蜡 21
赖尔 320
兰德施泰纳 122
蓝细菌 5,350,366
蓝藻 366
劳亚古陆 351
勒瓦娄锡技术 429
类病毒 376
类蛋白 367
类固醇 21
类固醇激素 153
类胡萝卜素 39,71
类囊体 39,70
类人猿亚目 417
厘摩 268
离层 246
离子泵 60
离子键 14
离子通道 163
李比希 435
力量型抓握 355
立克次氏体 369
丽鱼 340
利基 423
利他行为 492
连锁交换定律 267
连锁群 267
莲 388
联会 89
联适应 356
链孢霉 390
链霉菌属 370
两亲性分子 46
两性花 225
两足行走 421
钌红 48
鬣鳞蜥 332
林奈 4
淋巴 119
淋巴干细胞 93
淋巴和免疫系统 100
淋巴结 145
淋巴细胞 120
淋病 204
磷酸二酯酶 153
磷脂 21
灵长目 416
灵巧型抓握 356
灵芝 392
领域 491
流动镶嵌模型 46
流行性感冒 134
露西 424
鲁道夫人 421
绿藻 380
绿藻门 379
卵 225,383
卵巢 159
卵裂 206
卵原细胞 200
卵圆窗 181
卵子 198
卵子发生 200
罗斯 108
螺菌 369
螺旋菌 369
螺旋器 181
螺旋体 368,369
裸蕨类 383

裸藻门 379
裸子植物 214
裸子植物 383
洛伦茨 479

M

马达分子 40
马尔萨斯 326
马拉硫磷 56
马歇尔 114
迈尔 326
迈耶 341
麦角菌 390
麦芽糖 19
脉络膜 178
慢性肺气肿 134
盲点 179
毛细胞 181
毛细血管 123
梅毒 204,369
酶 55
门 4
门控通道 59
孟德尔 255
孟德尔群体 327
猕猴 122,417
猕猴超科 417
米勒 366
密度制约的抑制作用 86
密度制约因子 448
密螺旋体属 369
密码子 275
免疫 143
免疫接种 150
免疫缺陷病 151
免疫应答 146
冥古宙 348
缪勒拟态 484
模式 345
膜电势 60
膜内在蛋白 48
膜内折 376
膜周边蛋白 48
摩尔根 263
蘑菇 390
末期 80
莫斯特文化 428
木耳 392
木栓形成层 223
木栓质 44,224
木质部 215
木质部汁液 234
木质素 44
目 4

N

内毒素 373
内耳 181
内分泌 153
内分泌系统 100
内共生 376
内共生学说 355
内骨骼 187
内含子 289
内环境 103
内聚力 15
内聚作用 234
内膜系统 35
内胚层 207
内皮层 217
内脏神经系统 167
内质网 35
纳古菌门 373
钠-钾泵 60
耐受性法则 436
南方古猿 419
南方古猿粗壮种 421
囊泡 35
囊胚 206
囊状纤维症 310
脑 165
脑电图 174
脑神经 167
能量流动 468
能人 421
尼安德特人 422
尼伦伯格 276
拟核区 31
拟寄生 441
拟斯卑尔脱山羊草 341
拟态 483
黏附作用 234
黏菌 378
黏菌门 378
黏性末端 298
鸟嘌呤 26
尿道 138,198
尿道球腺 198
尿嘧啶 26
柠檬酸 65
柠檬酸循环 64
凝集 122
凝集素 122
凝集原 122
牛痘 374
浓缩期 90
疟原虫 378

O

偶线期 89

P

排泄 138
排泄系统 100
潘菲尔德 172
盘基网柄菌 378
盘藻 376
疱疹病毒 375
胚根 228
胚卵期 208
胚囊 226
胚乳 228,388
胚胎干细胞 93
胚胎期 208
胚芽 228
胚珠 225,387
配体 49,62
配子 383
配子体 225,383
膨胀运动 247
皮层 217
皮肤感受器 184
皮肤系统 99
皮孔 224
皮组织系统 217
脾 145
平滑肌 98
平齐末端 298
平行进化 355
屏障法 206
葡萄糖 19
浦肯野纤维 125

普壁斯特利 70
普鲁西纳 280
普通感冒 134
普通小麦 341

Q

启动子 275,286
起搏点 125
起始密码子 277
气孔 214
气体型循环 468
器官 3,95
扦插 229
前导链 273
前列腺 198
前期 80
前中期 80
腔上囊 146
桥粒 45
亲水的 18
亲缘选择 492
侵入和脱壳 375
禽流感病毒 374
青霉 390
青霉素 57
氢键 15
秋水仙素 84
犰狳 323
求偶行为 489
球菌 369
球囊 182
区室 46
驱动蛋白类 40
躯体规划 293
躯体神经系统 167
趋触性 478
趋地性 478
趋光性 478
趋流性 478
趋湿性 478
趋同进化 355
趋性 477
趋异进化 355
去甲肾上腺素 158
全能干细胞 93
全能性 93
全身的获得性抗性 251
醛糖 19
缺失 308
群落 3,327,455
群体 327
群体的遗传结构 328

R

染色单体 80
染色体 34,80
染色体病 308
染色体带型 88
染色体图 268
染色体外遗传 268
染色质 33
热力学 53
人工流产 206
人工选择 325
人科 418
人类 416
人类基因组计划 306
人类免疫缺陷病毒 205,374
人绒毛膜促性腺激素 203
人亚科 418
人猿超科 417
人属 422
韧皮部 215
韧皮部汁液 235
日本血吸虫 398
绒毛 115
溶菌酶 24
溶酶体 37
融合遗传 259
肉鞭门 378
肉毒杆菌毒素 373
肉毒梭菌 373
蠕动 113
蠕动冲 114
乳酸发酵 68
乳糖操纵子模型 285
乳腺 200
朊粒 280
软骨 98

S

萨顿 261
萨赫勒人 422
萨瑟兰 153
塞拉姆 425
三倍体 309
三级结构 24
三联体密码 276
三系法杂交水稻 336
三酰甘油 21
三域分类 5
三域分类学说 371
散光 179
桑寄生科 389
桑葚胚 206
扫描电镜 30
色盲 180
色弱 180
杀虫剂 56
筛板 218
筛分子 218
珊瑚色藻 380
伤害感受性 185
熵 53
上胚轴 228
上皮组织 97
上新马 323
未被培养的微生物 372
身体质量指数 110
神经冲动 162
神经胶质细胞 99
神经节 165
神经胚 206
神经索 165
神经网 165
神经系统 100
神经元 98
神经组织 97
肾 138
肾单位 139
肾上腺 154
肾上腺皮质 159
肾上腺素 158
肾上腺髓质 158
肾透析 142
渗透 58
渗透调节 58,135
生产者 6,70
生长 2,220
生长激素 156
生长素 243

生长因子 86
生存斗争 326
生电泵 60
生活周期 220
生精小管 197
生境 444
生命 3
生命起源 366
生命印记 348
生态金字塔 464
生态位 339,455
生态位重叠 456
生态系统 3,461
生态学 435
生态因子 435
生物大分子 4
生物地球化学循环 468
生物合成 375
生物量 465
生物膜 46
生物圈 1,462
生物统一性 6
生物胁迫 249
生物钟 248
生育控制 205
生殖 2
生殖隔离 337
生殖器疱疹 204
生殖系统 100
生殖细胞 226
生殖细胞 386
生殖障碍 337
施莱登 29
施万 30
石蒜 398
石松类 385
石细胞 219
石叶技术 430
时间调节器 506
识别 146
实际生态位 456
食虫植物 239
食管 111
食肉动物 105
食物链 6,462
食物泡 38
食物网 6,463
食植动物 105
食植现象 437
始马 323
始祖地栖猿 421
世代交替 225
视杆细胞 179
视网膜 178
视锥细胞 179
视紫红质 180
适合度 330,492
适宜刺激 177
适应 2,177
适应辐射 353
释放 375
释放因子 278
嗜碱性粒细胞 120
嗜酸性粒细胞 120
噬菌体 271
收缩泡 38
手斧 427
受精卵 206
受精丝 390
受精作用 383
受体介导的胞吞 62
梳理行为 492
疏水的 21
疏松结缔组织 97
输出蛋白 33
输精管 197
输卵管 199
输尿管 138
输入蛋白 33
束间形成层 223
束中形成层 223
树皮 224
树突 162
数量性状 260
数值分类学 359
双螺旋 26
双名法 4
双受精 387
双受精现象 384
双受精作用 227
双线期 90
双胸复合体 293,356
双胸基因 356
双子叶植物 216
水华 379
水解反应 18
水培法 236
水平进化 355
水通道蛋白 59
蒴柄 385
斯佩里 173
斯特蒂文特 268
死亡率 444
四倍体 309
四分体 89
四级结构 24
酸雨 476
髓部 374
髓射线 222
髓样干细胞 93
梭梭 386

T

胎儿期 208
胎盘 210
苔藓植物 214,383
太古宙 348
肽基转移酶 278
肽键 24
炭疽芽孢杆菌 371
探针 296
碳反应 71
碳氢化合物 16
汤佩松 59
唐氏综合征 309
糖蛋白 48
糖萼 48
糖蛰 235
糖酵解 64
糖类 18
糖尿病 158
糖皮质激素 159
糖原 20
糖源 235
糖脂 48
特创论 318
特殊传导系统 125
特征替代 438
体核温度 136

体壳温度 136
体内受精 197
体外受精 197
体温调节 135
体细胞 387
体循环 123
体液 119
体液免疫 146
调节 179
调节基因 286
贴壁依赖性 86
通道蛋白 59
同功的相似性 359
同位素 13
同域的物种形成 341
同源蛋白 346
同源的相似性 359
同源结构 322
同源染色体 89
同源异形基因 292,356
同源异形突变 292
酮糖 19
痛觉 185
透射电镜 30
突变 281,329
突触 164
突触间隙 164
图尔卡纳小孩 425
图式形成 291
团聚体学说 367
团藻 377
团藻属 379
吞噬 62
脱落酸 246
脱水合成 18
脱氧核糖 26
脱氧核糖核酸 25
椭圆囊 182
唾液酸 48

W

外毒素 373
外耳 181
外耳道 181
外骨骼 187
外胚层 207
外群 360
外显子 289
完全蛋白质 108
完全花 225
晚材 223
微动脉 123
微管 40
微管蛋白 41
微管组织中心 83
微进化 327
微静脉 123
微粒体 30
微量元素 236
微球体学说 367
微绒毛 115
微生物 369
微丝 40
微体 40
微效基因 260
微循环 126
微原纤维 20,43
韦尼克 172
维管束 217
维管形成层 223
维管植物 383
维管柱 221
维管组织 215
维管组织系统 217
维萨里 95
维生素 108
伪足 62
味蕾 184
胃 111
魏格纳尔 351
魏斯曼 261
温特 243
稳定性选择 333
稳态 2,103
沃伦 114
沃森 26,270
乌拉尔图小麦 341
无隔菌丝 389
无性生殖 195
五界系统 4
戊糖 19
物理图 306
物种形成 336

X

吸附 375
吸能反应 53
吸收 111
习惯化 477
系统 3,95
系统发生 358
系统发生分类 359
系统树 364
系统学 358
细胞 2
细胞癌基因 312
细胞板 82
细胞壁 43
细胞代谢 54,63
细胞毒性 T 淋巴细胞 148
细胞分裂素 245
细胞骨架 40
细胞核 32
细胞呼吸 54,63
细胞间液 102
细胞介导的免疫应答 146
细胞连接 44
细胞免疫 146
细胞内液 119
细胞器 35
细胞器 4
细胞溶胶 30
细胞色素 c 346
细胞松弛素 B 42
细胞外液 102,119
细胞型黏菌 378
细胞液 38
细胞质 32
细胞质分裂 309
细胞质遗传 268
细胞周期 80
细肌丝 191
细菌 1,5,368
细菌视紫红质 373
细线期 89
狭鼻猴次目 417
下胚轴 228
下丘脑 154
纤连蛋白 44
纤毛 42

纤毛门 378
纤维 219
纤维素 20
显生宙 348
显性基因 256
显性性状 255
现代马 323
现代综合论 328
线粒体 38
限雄遗传 266
限制性内切核酸酶 298
腺病毒 374
腺苷二磷酸 192
腺苷三磷酸 192
腺苷酸环化酶 50,153
腺嘌呤 26
相对性状 255
相互易位 308
响应 247
向触性 247
向光性 242,247
向性 247
向重力性 247
消费者 6
消化 111
消化系统 100
消化性溃疡 114
小肠 111
小黑麦 342
小麦杆锈病菌 392
小脑 166
小泡 36
小视网膜 177
小行星撞击假说 353
小眼 177
小阴唇 199
效应器 169
楔叶类 385
协同进化 437
协同转运 60
谢尔福德 435
心材 223
心动周期 124
心肌 98
心皮 225,387
辛格 46
新陈代谢 2,16,52
新生代 350
新世界猴 417
信号转导途径 49
信使 RNA 275
信息素 491
星体 80
星状丝 80
猩猩 417
猩猩科 418
行为 476
行为科学 476
性传播疾病 203
性菌毛 370
性染色体 87,263
性腺 154
胸式呼吸 130
胸腺 145
胸腺嘧啶 26
胸腺素 145
雄球果 386
雄蕊 225
雄生殖托 384
雄性不育系 334
休眠 228
选择透性 46
选择透性 57
选择系数 331
选择压 331
薛定谔 270
血红蛋白 25,120,132
血浆 102,119
血清 121
血小板 119
血型 122
血液 98
血液凝固 121
血友病 311
循环系统 100

Y

压流 235
压条 229
芽孢 370
亚基 24
亚麻油酸 107
亚目 4
亚油酸 107
咽 111,130
烟草花叶病毒 374
严重急性呼吸综合征 375
炎症反应 144
盐皮质激素 159
衍征 359
眼杯 177
眼虫 377
演替 458
阳离子交换 237
氧化磷酸化 64,66
野败型 335
野生稻 335
叶柄 216
叶黄素 71
叶绿素 71
叶绿体 38
叶脉 218
叶片 216
叶肉 217
叶状体 384
液压骨骼 187
腋芽 216
一个基因一个酶假说 275
一个基因一条多肽链 275
一级结构 24
一年生植物 220
衣壳 374
衣原体 368
衣藻 379
胰岛素 158,302
胰高血糖素 158
胰腺 114
移码突变 282
遗传 2
遗传(或基因)工程 296
遗传密码 276
遗传漂变 329
遗传特征 253
遗传学 253
乙醇发酵 68
乙醛酸循环体 40
乙烯 246
乙酰胆碱酯酶 56
乙酰辅酶 A 65

异构体 16
异染色质 33
异位表达 291,358
异养 105
异养生物 70
异域物种形成 339
抑癌基因 313
抑制剂 56
易化扩散 59
易位 308
疫苗 150
阴道 199
阴蒂 199
阴茎 198
阴囊 197
银耳 392
吲哚乙酸 244
隐性基因 256
隐性性状 255
印记 479
应激性 2
荧光 72
荧光原位杂交 297
营养繁殖 229
营养级 463
营养素 105
营养细胞 226
幽门螺杆菌 114,369
尤里 366
有差别的存活和生殖 330
有隔菌丝 389
有色体 39
有饰变的传代 2
有丝分裂 80
有性生殖 195
幼胚 383
诱导酶 285
玉蜀黍黑粉菌 392
预测 7
域 5,368
元古宙 348
原癌基因 312
原病毒 375
原肠胚 206
原核生物 368
原核生物界 4
原核细胞 5,31
原猴亚目 417
原生动物 5,378
原生生物界 5
原生演替 458
原兽亚纲 352
原位杂交 297
原叶体 384
原叶细胞 386
原质团 378
原质型黏菌 379
原子核 13
袁隆平 335
远古智人 422
远交 334
远视 179
约翰森 423
月经 203
月经期 203
孕激素 160
孕酮 160
运动单位 193
运动神经 167
运甲状腺素蛋白 24

Z

杂合体 256
杂交 334
杂食动物 105
杂种不活性 337
杂种不育性 337
杂种破落 338
杂种优势 334
载体 299
早材 223
藻类 5,379,382
造粉体 247
增生期 203
增殖 375
栅栏组织 217
詹纳 150
折叠片 24
蔗糖 19
蔗糖酶 56
真核生物域 5,371
真核细胞 5,31
真蕨类 385
真菌 382
真菌界 5
真兽亚纲 352
真细菌 368
真细菌域 5,371
砧骨 181
砧木 230
蒸腾作用 234
整倍体 309
整联蛋白 44
正反交 255
正反馈 103
支架分子 50
支气管 130
支序分类学 359
支序分析 359
支序图 360
支原体 1,30
脂肪 21
脂肪组织 98
脂双层 47,57
脂质 18
直肠 111
直立人 422
直立姿势 419
直线进化 421
植物 382
植物光敏素 249
植物界 5,214
志留纪 351
质壁分离 59
质粒 299
质量性状 260
质膜 31
质体 38
质子 12
质子泵 60
致密结缔组织 97
致敏原 151
智人 418
中耳 181
中国猿人北京种 425
中间丝 40
中马 323
中胚层 207
中期 80

中生代 350
中枢神经系统 167
中心法则 280
中心粒 43,80
中心体 43,80
中性粒细胞 120
中性突变 346
中央凹 179
中柱 221
中柱鞘 222
中子 12
终止密码子 277
终止子 276
肿瘤 312
种 4
种群 3,442
种群密度 444
种子 384
种子植物 384
重复 308
重复序列 307
重吸收 139
重组 257
周皮 217
周期蛋白 85
周围神经系统 167
轴突 162
宙 348
昼夜节律 494
珠心 384
猪带绦虫 416
猪笼草 388
潴泡 35
主动转运 58,60
主要组织相容性复合体 146
主缢痕 87
属 4
柱头 225
专性厌氧生物 68
转换 281
转录 275
转录因子 289
转移 RNA 275
转运蛋白 57
锥虫 378
着床或植入 208
着丝粒 80
子二代 253
子房 225,387
子宫 197
子囊 390
子囊孢子 390
子囊果 390
子囊菌 389
子囊母细胞 390
子实层 392
子叶 216
子叶出土萌发 229
子叶留土萌发 229
子一代 253
自毒现象 445
自然选择 324
自然选择学说 320
自身免疫病 151
自体受精 334
自养 105
自养生物 70
自运周期 494
组成酶 285
组蛋白 34
组构 2
组构层次 3
组织 4,95
组织干细胞 93
组织液 102,119
组装 375
祖征 359
祖种 340
最适温度 56
最小因子法则 435